第三版

高中生物奥赛讲义

（下　册）

苏宏鑫　编著


ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

前　言

国际生物学奥林匹克竞赛(International Biology Olympiad,简称 IBO),是为中学生举办的世界级生物学竞赛,每年一届;旨在培养中学生对生物学的兴趣、创造力和百折不挠的精神,增强学生自主解决具有一定挑战性问题的能力,促进世界青少年之间的交流。自 1990 年 7 月在捷克的奥洛穆茨(Olomouc)成功举办首届 IBO 以来,一直受到世界各国中学生及其家长、教师和社会的广泛关注。我国于 1993 年组队参赛到 2008 年的 16 年间,总共有 63 名选手参赛,其中就有 41 名荣获 IBO 金牌,多届获团体世界第一和个人世界第一的好成绩。生物学竞赛活动,对中学生来说既是生命科学知识的竞赛,更是智力、创造力和意志力等综合素质的较量;同时,它对中学生物教师的专业发展和学校生物教学整体水平的提高也都有着极为重要的促进作用。

我国开展中学生生物学竞赛一般分为三个层次:全国中学生生物学联赛→全国中学生生物学竞赛→IBO。目前,有许多省、市、自治区在全国中学生生物学联赛之前还会自行组织一次全国联赛的初赛。

自 1995 年 9 月以来,编者一直坚持在中学生生物学竞赛辅导第一线,先后在江西省玉山县第一中学、广丰县实验中学和南昌市第二中学担任生物学竞赛的主教练工作。2002 年 8 月招调到浙江省温州中学,并任该校主教练至今。2005 年被全国生物联赛(浙江赛区)竞赛委员会聘为浙江省高中生物学竞赛冬令营教练,2009 年被评聘为教授级中学高级教师和浙江省首批中学生生物学竞赛特级教练。

编者的编写工作经历了构思和拟定提纲、编写初稿、实践与补充修改定稿等三个阶段。编者在从事生物学竞赛主教练的头几年,由于找不到一套系统的、适合中学生认知水平和认识规律的、适用于进行生物学竞赛辅导的教材,更没有配套的练习,所以经过 2000 年到 2002 年近两年的构思,并根据对《全国中学生生物学竞赛大纲(试行)》、《IBO 纲要》和当时几年的全国生物学竞赛和联赛试题的分析、研究、领会和理解,初步梳理出中学生生物学竞赛的一些命题思路、赛点范围和层次,拟写出了万余字的《高中生物奥赛讲义》(简称《讲义》,下同)提纲,并在后来的编写和教学实践中又多次修正、补充和完善。

根据《讲义》提纲的基本框架和思路,编者于 2002 年暑期开始广泛收集资料并编写,经过四年的努力,到 2006 年 6 月才完成《讲义》的初稿。之后,又经过三年四次全面、反复的修改,其间也不断补充新的考点内容和吸纳生命科学研究的最新成果,终于 2009 年 3 月定稿。在编写过程中,编者参阅了七十多种的大学教材、专著和生物学专业杂志上的文章;请教过省内外多位生物学竞赛的知名教练;得到了温州市教研院的张庆勉老师和同事郑萍萍、高庚潭、曾文俊、苏少华、包虹、高素阳、张微华、尤永安、叶微微、黄华、丁兆峰等老师的帮助,特别是许晖教练用《讲义》的初稿作教材进行过二届四年的竞赛辅导,提出了许多宝贵的建议;还有近七年温州中学百余名生物学竞赛的参赛选手,尤其是周传恺(2005 年全国竞赛第三名,金牌)和周东同学(2008 年全国竞赛第七名,金牌)在使用《讲义》初稿为生物学竞赛课本的学习过程中,发现过许多问题、提出了不少建议;更有我的妻子林丽敏一直支持并帮助我完成这项工作。可以说,没有他(她)们的研究成果和帮助就不会有《讲义》的诞生,在此对他(她)们表示最诚挚的感谢。

编写《讲义》初稿和定稿的过程,实际上是一边编写初稿,一边就付印并用于竞赛辅导的教学实践,一旦发现问题就立即修改或补充的过程。可以说,七年的编写,也是七年的实践,更是七年的修改与补充,有些章节甚至修改过七次以上。本着对读者高度负责的态度,自 2009 年 8 月第一次出版以来的教学实践中,针对书中的一些错漏之处,本次又进行了第 4 次的修正,并结合近两年全国中学生生物学联赛和竞赛的新趋势,对个别章节作了一定的修改或补充。虽然编者确实尽了最大的努力,但是由于经验和水平所限,错误和不足肯定难免,真诚希望广大读者予以批评指正。

编者在编著《讲义》的过程中,力求体现或者说已经具有以下五个特点:

1. 范围恰当,难度适中。《讲义》内容的编写以现行《普通高中生物课程标准》(实验)为基础,以《全国中学生生物学竞赛大纲(试行)》为范围,以我国近十多年的全国中学生生物学联赛和竞赛的试题内容为依据

和重点，同时也参考了《IBO 纲要》和近十年 IBO 试卷的具体内容，以《大纲》的分数比例安排篇幅。可以说，《讲义》中的多数内容是现行高中生物知识的延伸或解读，同时又符合全国生物学联赛的要求。

2. 自成体系，图文并茂。《讲义》中的知识内容注重了生物学的基础性，努力反映了生物学发展的前沿性，体现了学科知识的系统性和完整性。例如，在细胞内 1mol 葡萄糖完全氧化释放的能量所形成的 ATP，以往认为是 36 或 38mol，《讲义》采用了 30 或 32mol 的最新研究成果；以往认为 2 个电子从 NADH 经呼吸链传递给 O2 的过程中，只能将线粒体基质中的 6 个质子泵出到线粒体的膜间腔中，而《细胞生物学》(第 3 版)翟中和等，2009. 认为是 10 个而不是 6 个，且从线粒体的膜间腔中每 3(而不是以往的 2～3)个质子通过 ATP 合成酶复合体进入基质的过程中合成 1 个 ATP。……。在重视学科知识纵向联系的同时又适当注意了横向的比较，并突出生物体具有结构的特点；为此，《讲义》用了上百个表格和千余幅插图。在内容顺序的编排上，力求与高中学生的认知水平和认知规律相符合。譬如，在“动物生物学”这一篇的安排中，编者先安排了“人体及哺乳动物的形态和解剖结构”一章。编者认为，人们对动物界各类动物的形态与解剖结构的研究多数从人体自身开始，其他动物的形态与结构名称很多是从人体的研究中迁移或借用过去的；同时，中学生对其他动物的形态与结构很陌生且又不易领会，而人体自身的形态与结构又是比较熟识或容易认识的；因此，学习了“人体及哺乳动物的形态和解剖结构”之后就更容易学习“动物界的基本类群与分类”了。

3. 学练结合，训练提升。练习具体分为：节后同步练习(90 份)，章后综合练习(25 份)，全国联赛摸拟试题(4 份)等三个部分，另成一册《备战全国高中生物联赛》已于 2010 年 10 月出版。

4. 教师便教，学生易学。编者是一位具有十四年生物学竞赛辅导经历的教练，更是一位已有二十四年教龄的中学生物教师，既了解生物学竞赛的要求，更深知中学生物教学的需要；同时它还集中了百余名温州中学优秀参赛选手的集体智慧。因此，《讲义》既适用于高中学生参加全国中学生生物学联赛及其初赛，对中学教师的生物学教学也有较高的参考价值。在使用《讲义》时，参加全国联赛的选手可按《讲义》的先后次序全面而又详尽地学习；参加全国联赛的初赛的选手应该根据各省市初赛的具体要求，在掌握中学教材基本内容的基础上有选择性地进行学习，以对中学教材的具体内容作适当的拓展和延伸。

5. 有误必纠，及时更新。虚心接受读者的意见，关注全国中学生生物学联赛和竞赛试题的新趋势，关注生命科学的新发现和新观点，做到及时修正、更新和补充，力求《讲义》符合全国中学生生物学联赛和竞赛的发展要求。

《讲义》共分七篇二十九章。这七篇是：分子与细胞生物学、植物生物学、动物生物学、微生物学、遗传与进化、生态学、生物技术。

自 2010 年开始，全国中学生生物学联赛理论试题增加了生物实验的内容。编者计划用一年多的时间，根据《竞赛大纲》和近十年来全国联赛、全国竞赛、国家队选拔赛的实验竞赛内容编写《高中生物奥赛实验讲义》(含同步练习)，并计划于 2012 年初出版，以满足中学生参加全国生物学联赛的需要。

苏宏鑫

2011 年 6 月于浙江省温州中学

目　录

第三篇　动物生物学

第四篇　微生物学

第五篇　遗传与进化

第六篇　生态学

第七篇　生物技术

第三篇

动物生物学

第十章　人及哺乳动物的形态和解剖结构

第一节　概　述

本篇内容分三章介绍:人体及哺乳动物的形态和解剖结构,动物界的主要类群和分类,动物的生命活动。哺乳动物是动物界中最高等、最进化的一个纲,隶属于动物界脊索动物门。本纲动物的最显著特征是刚出生的幼兽需要以母兽的乳汁为生。人是哺乳动物中最为高等的一个物种,人区别于其他哺乳动物的最显著的特点是以习惯性直立两足行走作为主要的行动方式(美国人类学家皮尔比姆,1968)。

一、人及哺乳动物的组织、器官和系统的基本概念

细胞是生物体形态结构和生理功能的基本单位。成人全身约有1800万亿个细胞,可分为成百上千种类型。组织是结构和机能上具有密切联系的细胞及其细胞间质所组成的基本结构。根据组织的一些共同的形态结构与功能特点,一般将组织分为上皮组织、结缔组织、肌肉组织和神经组织四种,这四种组织称为基本组织。器官是由几种不同的组织结合在一起构成的、具有一定形态和功能的结构,如脑、脊髓、胃、肝、心、肺、骨和肌肉等。在结构和功能上具有密切联系的器官结合在一起,共同执行某种特定的生理活动,即构成系统。在人体及哺乳动物,可分为运动系统、循环系统、免疫系统、消化系统、呼吸系统、泌尿系统、生殖系统、内分泌系统、神经系统等。各系统在神经和体液的支配和调节下,彼此联系,互相影响,实现各种复杂的生命活动,成为一个完整统一的有机体,并适应一定的环境。

二、人及哺乳动物身体各部分的名称

人及哺乳动物的身体分头、颈、躯干和四肢四部分。躯干部的前(腹)面分为胸部和腹部,后(背)面分为背部和腰部。四肢分为上(前)肢和下(后)肢。人体各部分的名称见图10-1。

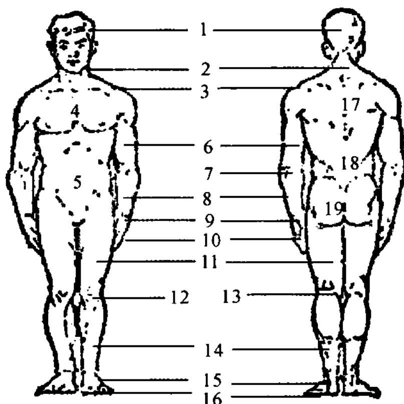


图10-1　人体各部分的名称

1. 头　2. 颈　3. 肩　4. 胸　5. 腹　6. 上臂　7. 肘　8. 前臂　9. 腕　10. 手　11. 大腿　12. 膝　13. 腘　14. 小腿　15. 踝　16. 足　17. 背　18. 腰　19. 臀

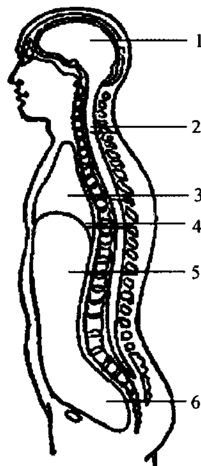


图10-2　人体内的腔

1. 颅腔　2. 椎管　3. 胸腔　4. 膈　5. 腹腔　6. 盆腔

三、人体结构概况

人体表面是皮肤。皮肤下面有肌肉和骨骼。在头部和躯干部，由皮肤、肌肉和骨骼围成为两个大的腔：颅腔和体腔（图10-2）。颅腔和脊柱里的椎管相通。颅腔内有脑，与椎管中的脊髓相连。体腔又由膈分为上下两个腔：上面的叫胸腔，内有心、肺等器官；下面的叫腹腔，腹腔的最下部（即骨盆内的部分）又叫盆腔，腹腔内有胃、肠、肝、肾等器官，盆腔内有膀胱和直肠，女性还有卵巢、子宫等器官。

第二节　基本组织

一、概　述

组织由细胞及其细胞间质构成。细胞间质是由细胞产生并位于细胞之间的物质，包括纤维和基质等。细胞间质对细胞主要起支持、连接和营养等作用，并参与构成细胞生存的微环境。细胞间质的多少与各种组织的细胞密集程度有关。组成各组织的不同细胞，因所处的内外环境和机能的不同，其形态各异，细胞之间及细胞的游离面和基底面常形成有细胞连接、微绒毛、纤毛和基膜等特化结构。

组织中相邻细胞之间通过相应的细胞连接连在一起。脊椎动物的细胞连接主要有桥粒连接、紧密连接和间隙连接，具体见第三章第四节“细胞连接”。

（一）细胞游离面的特殊结构

在一些上皮细胞的游离面常分化形成微绒毛和纤毛等特殊结构。

1.微绒毛　微绒毛是由胞膜和胞质向外伸出的细指状突起，内含有纵行排列的微丝；其直径约为0.1μm，长度因细胞种类或细胞生理状态的不同而有很大差别。微绒毛显著地扩大了细胞的表面积，与细胞的吸收功能密切相关。如小肠的吸收细胞和肾近曲小管的上皮细胞游离面。

2.纤毛　纤毛是细胞游离面的胞膜和胞质向细胞外伸出的细长突起，比微绒毛粗而长。纤毛内的纵向微管组成是9(2)+2。纤毛具有向一定方向节律性摆动的能力。纤毛常见于呼吸道、输卵管、内耳等腔面上。

此外，在细胞的基底面一侧可能还会有质膜内褶（图10-3），以扩大细胞基底面的表面积，有利于物质的过膜转运。

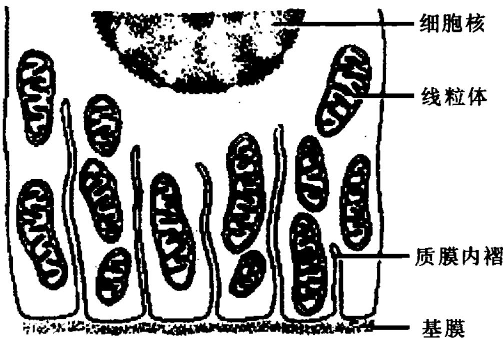


图10-3　质膜内褶超微结构模式图

（二）基　膜

基膜是存在于上皮基底面与深部结缔组织间的薄膜（图10-3），也存在于肌纤维与结缔组织之间等。基膜的化学成分主要是糖蛋白、糖胺多糖和蛋白质，为非细胞结构。基膜除了具有支持、连接和固着等作用外，还是一种半透膜，具有选择透过性的作用。

二、上皮组织

（一）结构特点

上皮组织的细胞形状规则且具有极性，细胞排列紧密，细胞间质少。上皮细胞的基部分泌有一层很薄的基膜，与结缔组织相连。基膜是上皮细胞和结缔组织之间的界膜，能阻止结缔组织的某些细胞与上皮细胞接触，但不妨碍神经纤维穿过。

（二）分　布

上皮组织覆盖在动物体表和体内各种管腔的内表面。

（三）功　能

上皮组织具有保护、感觉、吸收、分泌、生殖和排泄等功能。

（四）类　型

上皮组织可大致分为被覆上皮、腺上皮、感觉上皮和生殖上皮等类型。

1. 被覆上皮　又可分为单层和复层上皮（图 10-4）。

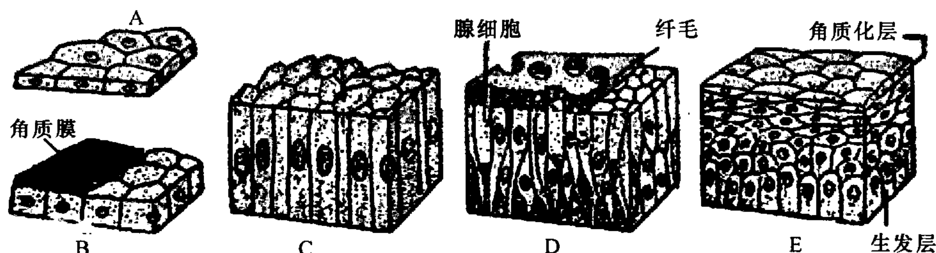


图 10-4　被覆上皮组织的类型

A. 扁平上皮　B. 立方上皮　C. 单层柱状上皮　D. 假复层纤毛柱状上皮　E. 复层扁平上皮

（1）单层上皮　无脊椎动物的上皮细胞一般是单层的，脊椎动物的上皮细胞有的也是单层的。根据其形态结构的特点，又可分为以下四种类型。

①单层扁平上皮　由一层多边形、边缘有锯齿状波纹的扁平细胞组成。包括内皮、间皮等。

内皮覆盖于心脏、血管、淋巴管腔内表面，薄而游离面光滑，有利于物质交换，减少液体流动的阻力。间皮覆盖于胸膜、腹膜、心包膜，细胞较小，规则，似六角形，薄而游离面湿润又光滑，便于内脏活动。肾小囊壁层、肺泡壁的上皮有利于物质交换。

②单层立方上皮　由一层立方体细胞组成，如肾小管、甲状腺滤泡上皮，有分泌和吸收功能。

③单层柱状上皮　由一层棱柱体细胞组成，其游离端常具纤毛、微绒毛，分布于胃、肠、子宫、输卵管的内腔面，具有分泌和吸收功能。

④假复层纤毛柱状上皮　主要由柱状上皮组成，一层细胞，但高矮不等，核位置参差不齐，似有多层，其游离端常具纤毛。主要分布于呼吸道内表面，具有保护、分泌功能。

（2）复层上皮　脊椎动物的上皮有的是复层的。如皮肤表面，口腔、食道的内表面，阴道黏膜都是复层扁平上皮；眼睑结膜、尿道海绵体的黏膜都是复层柱状上皮。这些上皮均具有保护作用。

2. 腺上皮和腺　腺上皮由有分泌功能的上皮细胞（腺细胞）所构成（图 10-5）。以腺上皮为主要成分所组成的器官称为腺。

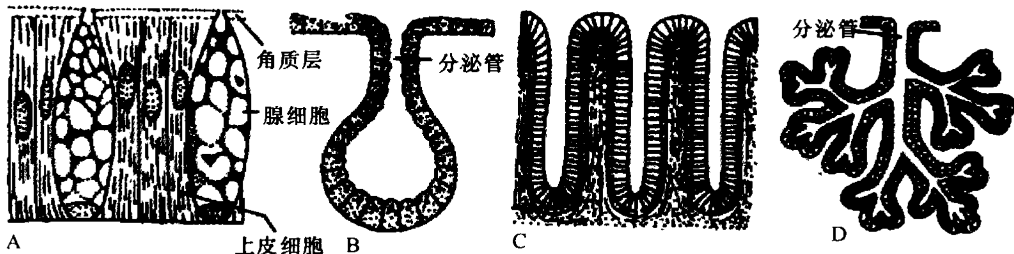


图 10-5　腺上皮

A. 单细胞腺　B. 多细胞腺（蛙皮肤）　C. 多细胞腺（人小肠）　D. 多细胞腺（唾液腺）

（1）腺的分类　根据腺的分泌物排出方式的不同，可分为外分泌腺和内分泌腺两类。外分泌腺具有导管，分泌物经导管排入其他器官的内腔并可到达体表，如各种消化腺、汗腺、乳腺和泪腺等。内分泌腺由一团有分泌能力的腺细胞组成，不具有导管，但内部分布有大量的毛细血管和毛细淋巴管，分泌物（即激素）直接进入内环境而运往全身，如甲状腺、胰岛等。从细胞分化的过程来看，内分泌腺是上皮组织部分向深部凹陷，与表层上皮脱离形成（图 10-6）。内分泌腺的详细内容见本章的“内分泌系统”一节。

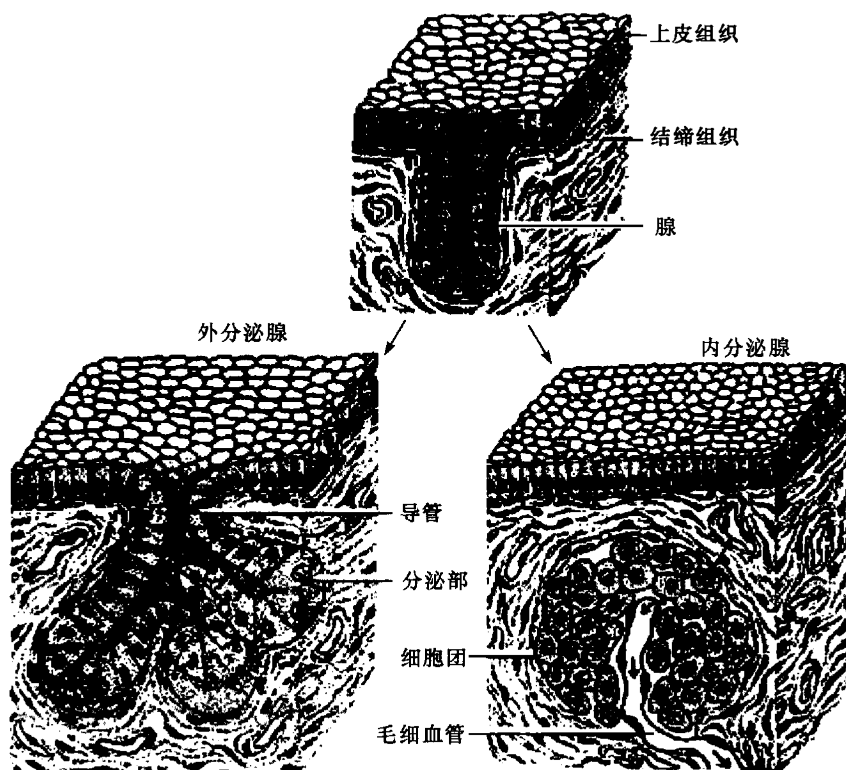


图 10-6　腺的分化

(2)外分泌腺的分类和结构

①以腺细胞数量分为单细胞腺和多细胞腺　单细胞腺仅见散在于黏膜上皮中的杯形细胞(图 10-5A),能分泌黏液,主要分布于消化管和呼吸道等处的黏膜中。多细胞腺如汗腺、唾液腺、乳腺、肠腺等是由多个腺细胞组成的(图 10-5B、C、D),一般都有分泌部和导管之分。

②根据导管和分泌部的形状分类　根据导管有无分支,可分为无分支的单腺和有分支的复腺。根据分泌部的形状又可分为管状腺、泡状腺和管泡状腺。也可综合导管和分泌部的类型,分为单管状腺、单分支泡状腺等等。

③根据分泌物性质分为三类　浆液腺细胞的分泌物稀薄,有丰富的酶。黏液腺的锥体形黏液细胞分泌物黏稠状,主要成分是黏蛋白。混合腺是由浆液腺细胞和黏液腺细胞共同构成的腺泡,如舌下腺。

④根据腺细胞的分泌方式分为三类　全质分泌腺的腺细胞在分泌前,胞质中堆积大量的分泌物,胞核固缩,细胞器消失,细胞解体,内含物随分泌物一同排出,如皮脂腺和睑板腺等。顶质分泌腺是指细胞内的分泌颗粒聚集在细胞顶部,连同顶部胞质一同释放脱落,如乳腺、大汗腺等。局质分泌腺是指腺细胞的分泌颗粒,以胞吐方式排出,如胰腺的外分泌部、腺垂体等。

3.感觉上皮和生殖上皮　视网膜、鼻腔内表皮和舌上的味蕾都是特化的上皮细胞,称为感觉上皮。精细胞和卵细胞所在组织也是特化的上皮组织,称为生殖上皮,位于睾丸和卵巢中。

三、结缔组织

(一)结构特点

结缔组织的细胞间质特别发达,细胞分散于细胞间质中,细胞连接不紧密。细胞间质有液体、胶体及固体的基质和纤维。细胞类型多样。

(二)分　布

结缔组织分布最广泛。

(三)功　能

结缔组织具支持、保护、营养、修复和运输等功能。

(四)类　型

根据结缔组织的性质和成分的不同,可分为以下类型:

1.疏松结缔组织　疏松结缔组织几乎存在于所有的器官中,该组织的特点是,细胞间质多,细胞类型也多(图 10-7)。

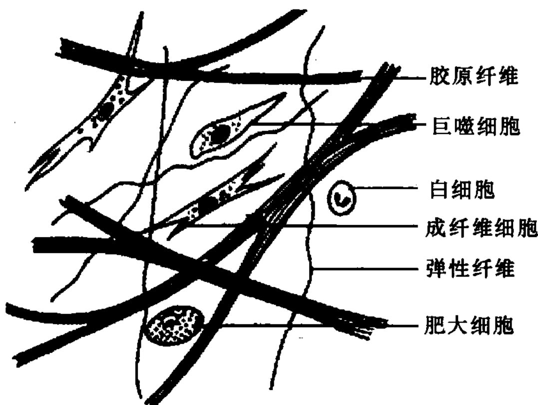


图 10-7　疏松结缔组织

(1)细胞间质　由基质和散布于基质中的纤维所构成。

①基质　其主要成分是氨基多糖和蛋白多糖,这两者都是很少折叠的线形分子,且有很强的亲水性,故基质常处于吸水膨胀的状态。

②纤维　有胶原纤维、弹性纤维和网状纤维之分,都是细胞的分泌产物。胶原纤维含量最多,具有韧性大但弹性小的特点。弹性纤维由弹性蛋白分子聚合而成,具有很强的弹性。网状纤维这种纤维有分支,交织成网,在与其他组织相接处较多,如在基膜下就很多。

(2)细胞类型　疏松结缔组织的细胞主要有:①成纤维细胞,能产生胶原纤维、弹性纤维、网状纤维和基质;②巨噬细胞,可吞食细菌、死细胞、异物颗粒,是细胞免疫系统的组成成分;③外膜细胞,能分化为成纤维细胞或其他细胞;④肥大细胞,分泌物可防止血液凝结;⑤浆细胞,能产生并抗体;⑥多种白细胞和淋巴细胞,这些白细胞可以在血液、淋巴和结缔组织间穿行,有监察和保护机体的作用。

疏松结构组织的主要作用是连接身体各种组织和器官,保护和支撑身体,提供营养并具有修复功能。

2.致密结缔组织　致密结缔组织的基质和细胞少,而纤维多且致密,主要由大量的胶原纤维或弹性纤维组成,组织坚韧有力,弹性不如疏松结缔组织。肌腱和骨膜都是致密结缔组织。

3.弹性结缔组织　弹性结缔组织主要由平行排列的弹性纤维所组成(图 10-8),如韧带、大动脉和肺壁都含有弹性结缔组织,它们都有很强的膨大和缩小的能力。

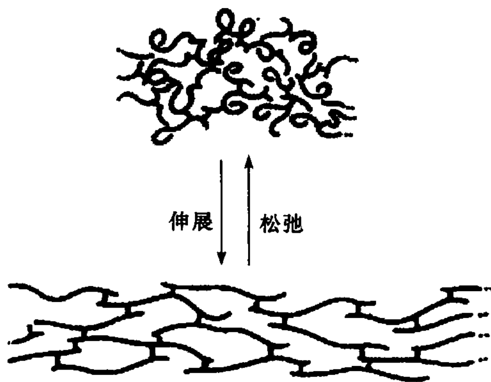


图 10-8　弹性蛋白分子

4.网状结缔组织　网状结缔组织中纤维主要是互相交织的网状纤维。淋巴结、肝、脾等器官的基质网架就是由这种结缔组织构成的。

5.脂肪组织　脂肪组织是一种储备中性脂肪的疏松结缔组织。细胞中聚集大量脂肪,以致核和细胞器都被挤到细胞的一侧。皮下,特别是肥胖动物的皮下、肠系膜上都富有脂肪组织。脂肪组织中网状纤维很发达。

6.软骨　软骨(图 10-9)是特化的致密结缔组织。它的特点是细胞间质坚固而有弹性。软骨间质中有发达的胶原纤维。软骨细胞只有一种,埋藏在基质中的小室中。软骨中无血管及神经,营养物质通过在基质中的扩散而达到软骨细胞。硬骨关节的相接面上盖有软骨,可防止或减少碰撞。人的外耳、鼻、喉、气管壁、长骨末端、脊椎骨之间,以及肋骨末端都有软骨。

鲨等软骨鱼的骨骼终生为软骨。脊椎动物胚胎时期的骨骼均为软骨,以后大部分为硬骨所取代。软骨不是脊椎动物所专有,乌贼等软体动物有软骨质的"头骨",有保护脑神经节的功能,但其他无脊椎动物多数没有软骨组织。

7.硬骨　硬骨(图 10-9)的细胞间质十分坚硬,其主要成分是硫酸钙、磷酸钙等,重量占骨骼全重的65%。细胞也只有一种,分布在细胞间质之中。根据骨细胞和基质的区别,可分为疏质骨和密质骨两种。

疏质骨在骨骼里面，有很多大的空隙，称骨髓腔。骨髓腔充满骨髓组织。骨骼的外面是密质骨，主要由很多排列紧密的骨板和哈佛氏管组成的哈佛氏系统构成。哈佛氏管内有血管和神经，环绕哈佛氏管的是由无机盐钙化物组成的同心圆骨板，以及排列其间的一环一环的骨细胞。

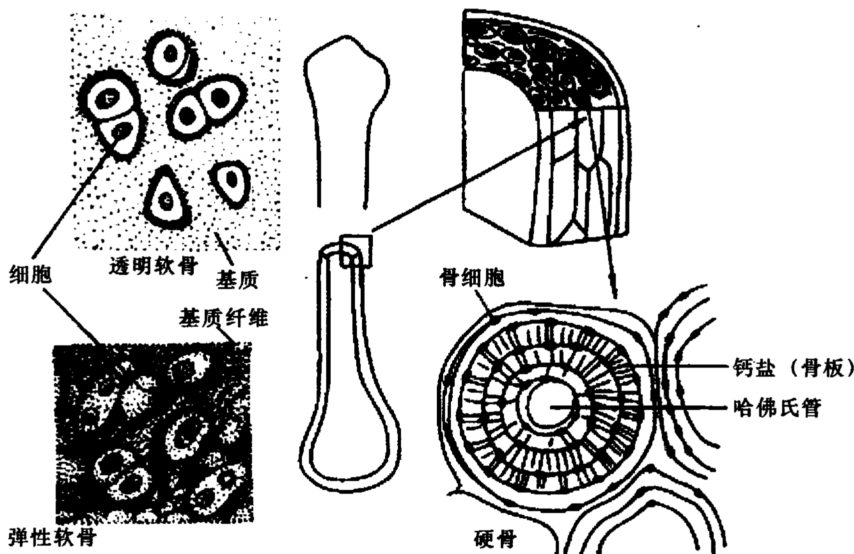


图 10-9　软骨和硬骨

8. 血组织　血组织包括血液和淋巴液，详见第十二章第二节中“动物体内的运输”内容和本章第五节中“淋巴的形成与回流”内容。

四、肌肉组织

肌肉组织由肌细胞(又称肌纤维)组成。肌肉组织分布在动物体能运动的器官上。肌肉组织能接受刺激(在动物体内是神经兴奋的刺激)产生收缩并引起相应器官的运动。根据肌纤维的结构和机能特点，肌肉组织又可分为平滑肌、骨骼肌和心肌。

(一)平滑肌

平滑肌分布在脊椎动物的各中空性的器官和管道，如胃壁、肠壁、血管壁、子宫壁、膀胱等处。平滑肌的细胞多为梭形，只有一个核，不显横纹(图 10-10)。平滑肌受植物性神经支配，收缩缓慢但持久，属不随意肌。具有兴奋性较骨骼肌低、自动节律性低且不规则、一定的紧张性、较大的伸展性和对刺激的特异敏感性等特点。平滑肌的自动节律性和规则性远不如心肌；平滑肌对电刺激不够敏感，对温度、机械牵张和化学刺激则很敏感。

平滑肌无再生能力，但妊娠期的子宫内平滑肌能进行有丝分裂。一般认为，在平滑肌损伤愈合过程中，结缔组织中未分化的间质细胞会分裂分化产生平滑肌。

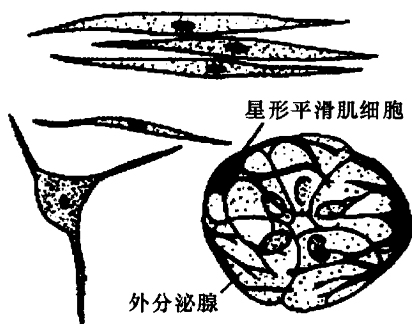


图 10-10　平滑肌

(二)骨骼肌

骨骼肌又称横纹肌，多数固着在骨骼上。骨骼肌有多个核(图 10-11)，核附在细胞膜的下面，而细胞质部分主要为纤维蛋白所占据。骨骼肌收缩迅速，强劲有力，但持久性差。骨骼肌的收缩一般可由意志指挥，所以又称随意肌。再生能力很低，成体的骨骼肌数目不再增多。经常运动的肌肉显得粗大，是由于肌纤维体积的增大，以及肌纤维间的结缔组织增多。

（三）心　肌

心肌（图 10-12）分布在脊椎动物的心脏上，负责心脏的收缩舒张。心肌细胞呈短柱状，或有分支，一般有一个细胞核，肌原纤维的结构与骨骼肌相似，但横纹不明显；其显著特点在于心肌细胞间有闰盘，是相邻两细胞膜凹凸相嵌并以紧密连接或间隙连接相连的结构，闰盘对兴奋传导有重要作用。心肌纤维能持久而有节律性地收缩，其收缩不受意识控制，属不随意肌。此外，心肌还有收缩性、兴奋性、传导性和自动节律性。以上特点为普通的心肌细胞所具有。但在正常的心脏中有一类细胞不表现出自律性，这类细胞称为非自律细胞。另一类称自律细胞，它们组成了心脏的特殊传导系统，与非自律细胞相比，具有自动节律性而基本没有收缩功能，细胞中很少甚至没有肌原纤维。

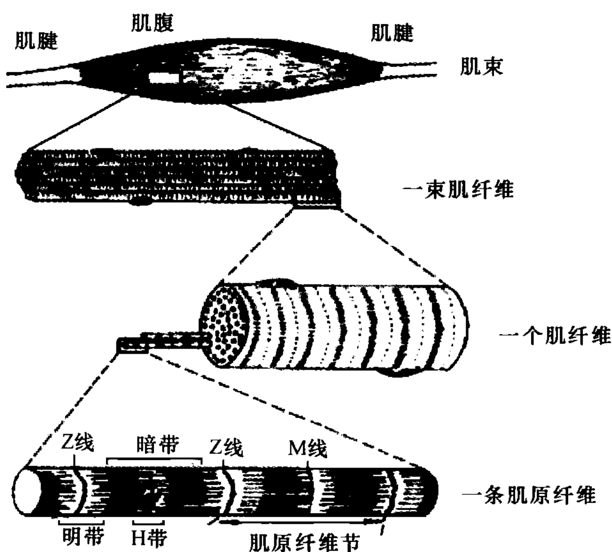


图 10-11　骨骼肌图解

胚胎期心肌有丝分裂旺盛，人类出生后心肌无再生能力。

附：斜纹肌　斜纹肌是无脊椎动物特有的肌肉组织，广泛分布于腔肠动物、涡虫、线虫、环节动物、软体动物等中。其肌原纤维与横纹肌的基本相同，只是各肌原纤维节不是排列在同一水平面上，而是错开排列呈斜纹，暗带特别明显（图10-13）。

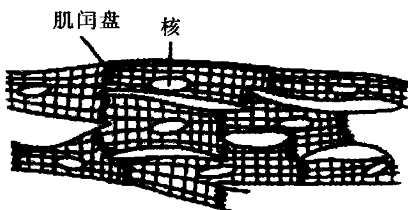


图 10-12　心肌

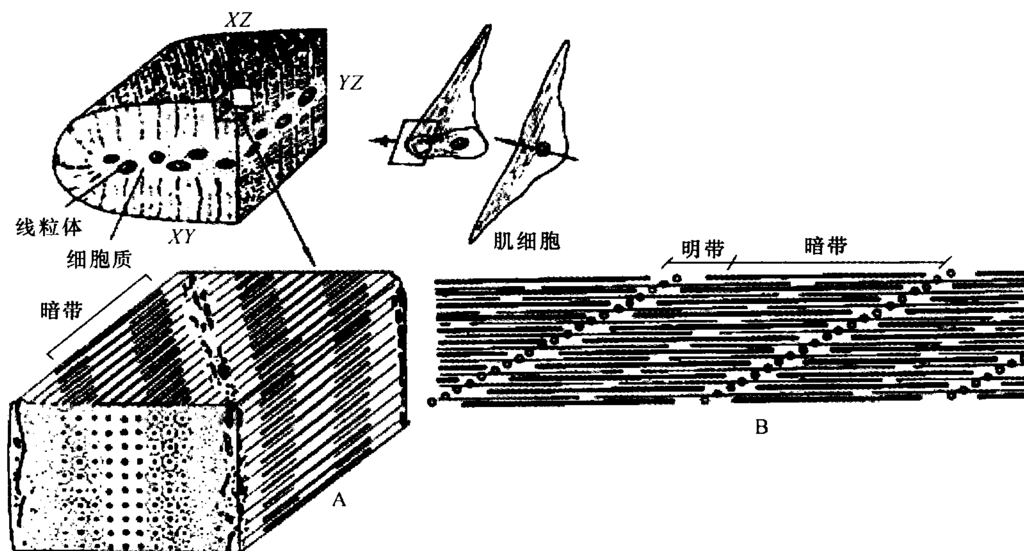


图 10-13　斜纹肌微细胞结构图解

A. 蛔虫斜纹肌，XZ 面斜纹明显　B. 蚯蚓的斜纹肌，示肌丝排列呈斜纹

无脊椎动物中除节肢动物外，主要肌肉是平滑肌和斜纹肌，昆虫等节肢动物则有大量的骨骼肌，心肌是脊椎动物所特有的。

在光学显微镜下观察，骨骼肌和心肌都有横纹，可分明带、暗带两部分。肌肉收缩时，暗带宽度不变，明带则变窄。电子显微镜的观察表明，明带和暗带反映了肌动蛋白丝和肌球蛋白丝的相互关系。我们将在第十二章第一节“动物身体的支持和运动”中进一步介绍肌肉运动的机理。

五、神经组织

神经组织由神经细胞（又称神经元）和神经胶质细胞组成。自腔肠动物开始便有了神经组织。神经组织广泛分布在动物体内。

（一）神经元

1. 神经元的结构　神经元形态多样，可分为胞体和突起两部分（图10-14）。突起自胞体伸出。神经元的突起彼此以突触相连接，形成复杂的神经通路和网络。神经细胞具有接受体内外各种刺激，产生并传导神经冲动，以及整合信息的作用。

（1）胞体　神经元的胞体位于中枢神经系统的灰质和周围神经系统的神经节内，是神经元的代谢和营养中心。胞体由胞膜、胞质和胞核三部分组成。

神经元的胞膜具有接受刺激，产生及传导神经兴奋的功能。

胞体内的胞质，除含有一般的细胞器以外，还含有大量的尼氏体和神经原纤维等。电镜下，尼氏体是由平行排列的粗面型内质网和游离核糖体构成的，主要功能是合成蛋白质，包括复制细胞器、产生与神经递质有关的蛋白质和酶。神经元纤维由中间丝和微管组成，在胞体内交织成网，并且伸入树突和轴突中，构成神经细胞的骨架，并参与物质运输。

（2）突起　突起一般有树突和轴突两种。

① 树突　是从胞体发出的呈树枝状的突起，有接受刺激、产生并向胞体传导冲动的作用。

② 轴突　长短不一，短者仅数微米，长者可达一米以上。轴突内的胞质含有神经微管、中间丝、线粒体、滑面型内质网和一些小泡等。轴突内无尼氏体和高尔基体，轴突成分的更新及神经递质合成所需的蛋白质和酶来自胞体。轴突的主要功能是将神经冲动传导至其他神经元或效应器。

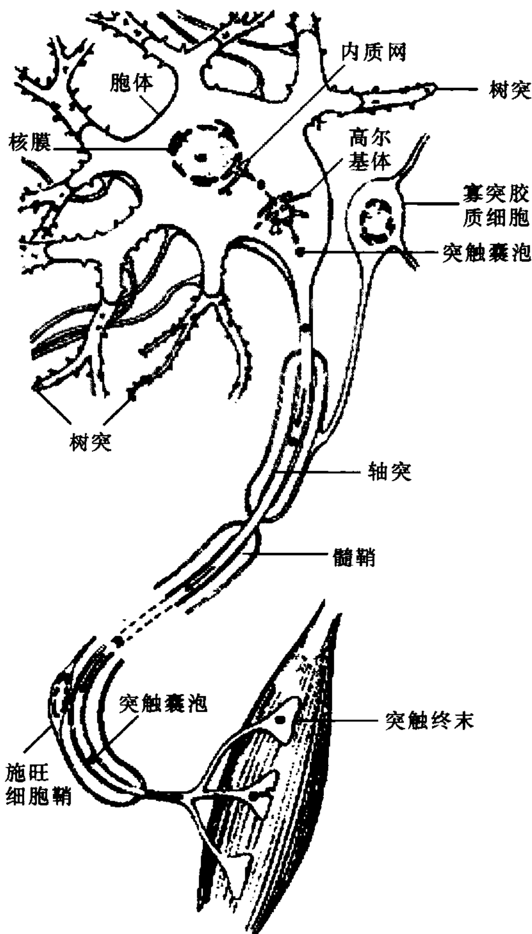


图10-14　神经元结构

2. 神经元的分类

（1）根据突起的数目，神经元分为以下四类（图10-15）：

①多极神经元　从胞体发出一个轴突和多个树突，在人体内的数量最多，如脑皮质、脊髓灰质和自主神经节内的神经元。

②双极神经元　从胞体发出两个突起，一树突一轴突。如视网膜和嗅黏膜的感觉神经元。

③单极神经元　只有一个胞突，仅见于胚胎时期的成神经细胞。

④假单极神经元　从胞体发出一个突起，离胞体不远处再分为两支，一支进入中枢，称中枢突；另一支分布至其他组织，称周围突。假单极神经元的细胞体位于脑神经节和脊神经节中。

（2）根据神经元的功能可分为以下三类：

① 感觉神经元　又称传入神经元，多为假单极或双极神经元，如位于内耳的前庭神经节和脊神经节内的神经元，其周围突的末端分支形成感觉神经末梢并分布到各器官和组织中，可接受内外环境的刺激，并将神经冲动传向中枢。

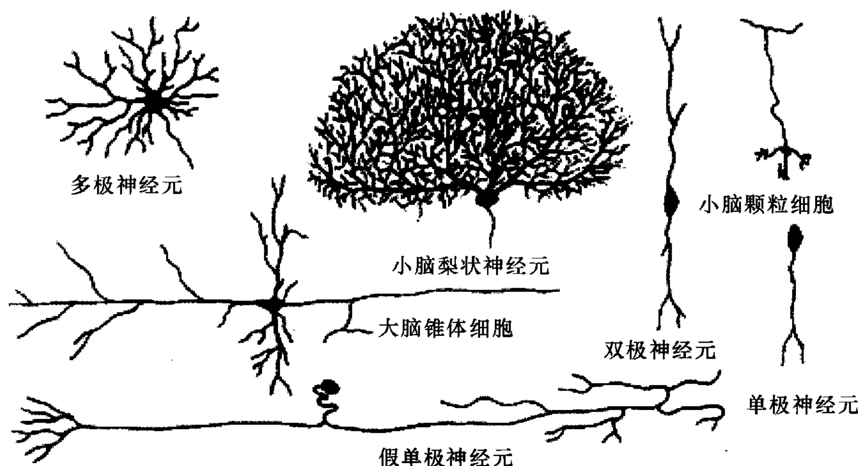


图 10-15 几种不同类型的神经元

② 运动神经元 又称传出神经元，胞体位于脑、脊髓和自主神经节内的多极神经元，其长轴突进入各器官组织中，末端分支形成运动神经末梢，将冲动传给肌纤维或腺细胞，使肌纤维收缩或腺细胞分泌。

③ 中间神经元 又称联络神经元，为分布在脑和脊髓内的多极神经元，位于感觉和运动神经元之间，起联络作用。

(3)根据神经元所释放的神经递质不同，可将神经元分为胆碱能神经元、肾上腺素能神经元和肽能神经元。

(二)突 触

突触是指神经元之间或神经元与非神经元之间一种传递信息的特化连接结构。突触可分为化学突触和电突触。化学突触以化学物质(称神经递质)作为传递信息的媒介，电突触通过间隙连接传递电信息，传递信息迅速。电突触在人和哺乳动物中较少，主要存在于腔肠动物中。一般讲的突触是指化学突触。

神经元之间彼此相邻的任何部位几乎都能形成突触，最常见的突触形式是一个神经轴突终末与另一个神经元的树突、树突棘或胞体表面，分别构成轴一树、轴一棘和轴一体突触(图 10-16)，此外，还有轴一轴和树一树突触等。

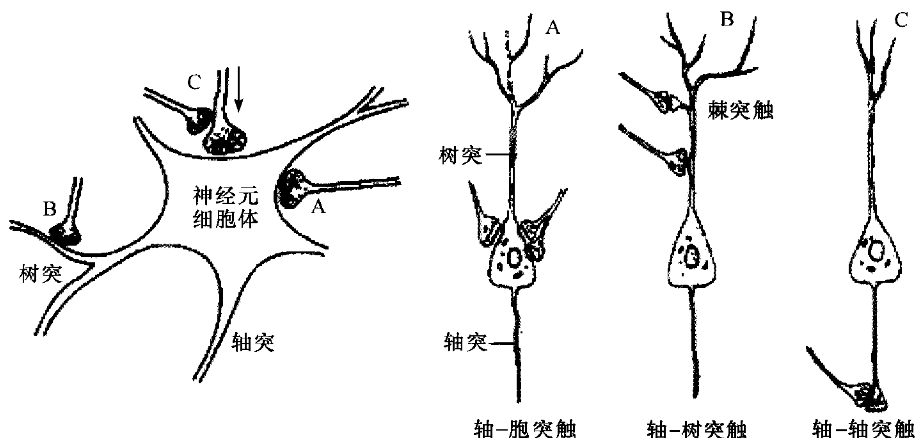


图 10-16 突触的类型

A. 轴突与胞体相接触 B. 轴突与树突相接触 C. 轴突与轴突相接触

突触的作用就是通过一定的方式，将神经冲动从一个神经元传递到另一个细胞中，并使之发生兴奋或抑制。

（三）神经胶质

神经胶质又称神经胶质细胞，分布在神经元胞体和突起之间或纤维束内。神经胶质细胞也是具有突起的细胞，但其胞突不分树突和轴突，也没有传导神经冲动的功能。神经胶质细胞形状多样，中枢神经系统的神经胶质就有图 10-17 所示的几种类型，其中的小胶质细胞源于血液中的单核细胞，具有吞噬功能；周围神经系统的神经胶质有神经膜细胞（又称施旺细胞）和神经节内包裹神经元胞体的一层卫星细胞。

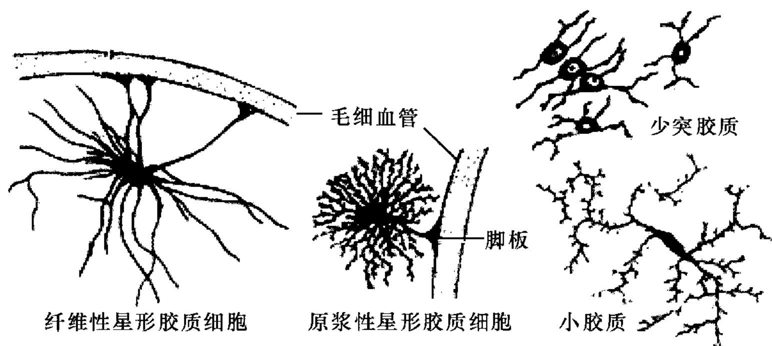


图 10-17 中枢神经系统的神经胶质（银染法）

神经胶质细胞有支持、保护、营养、绝缘和防御等功能。

（四）神经纤维和神经

1. 神经纤维 神经纤维是由神经元的长突起和包在它外表的神经胶质所组成的纤维状结构。根据神经纤维有无髓鞘，可分为有髓纤维和无髓纤维两种（图 10-18）。

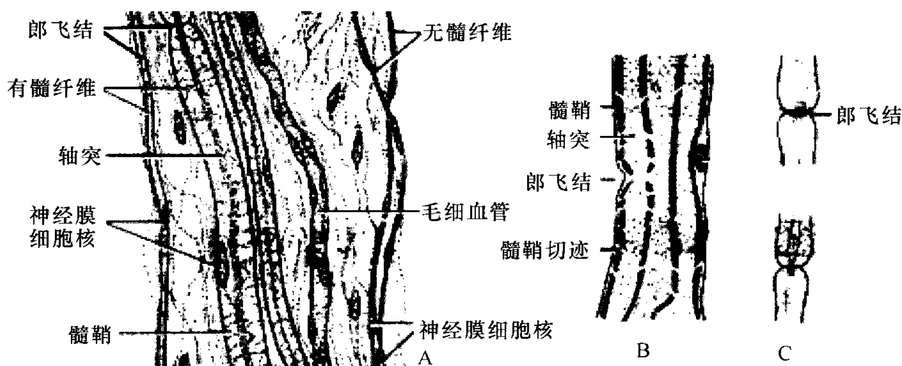


图 10-18 神经纤维结构模式图

A. 有髓纤维和无髓纤维 B. 示髓鞘切迹 C. 示郎飞结

（1）有髓纤维

① 周围神经系统的有髓纤维 光镜下，有髓纤维是由神经元的轴突及包裹其周围的髓鞘和神经膜构成的（图 10-19）。髓鞘和神经膜都有节段性，段与段之间的缩窄部称郎飞结。轴突的侧支均从郎飞结处发出。郎飞结处无髓鞘包裹，轴突较裸露，适于轴膜内外离子交换，产生动作电位。相邻两个郎飞结之间的一段称节间体（又称节间段）。一个节间体内的髓鞘和神经膜是由一个神经膜细胞形成的。髓鞘是由神经膜细胞的细胞膜反复包卷轴突形成的，其化学成分主要是蛋白质和类脂。神经膜位于髓鞘外周，由神经膜细胞的细胞膜和基膜组成。有髓纤维传导神经冲动，是从一个郎飞结跳到相邻的另一个郎飞结，呈跳跃式传导。构成髓鞘的细胞膜没有钠泵和离子通道，具有绝缘和保护作用。

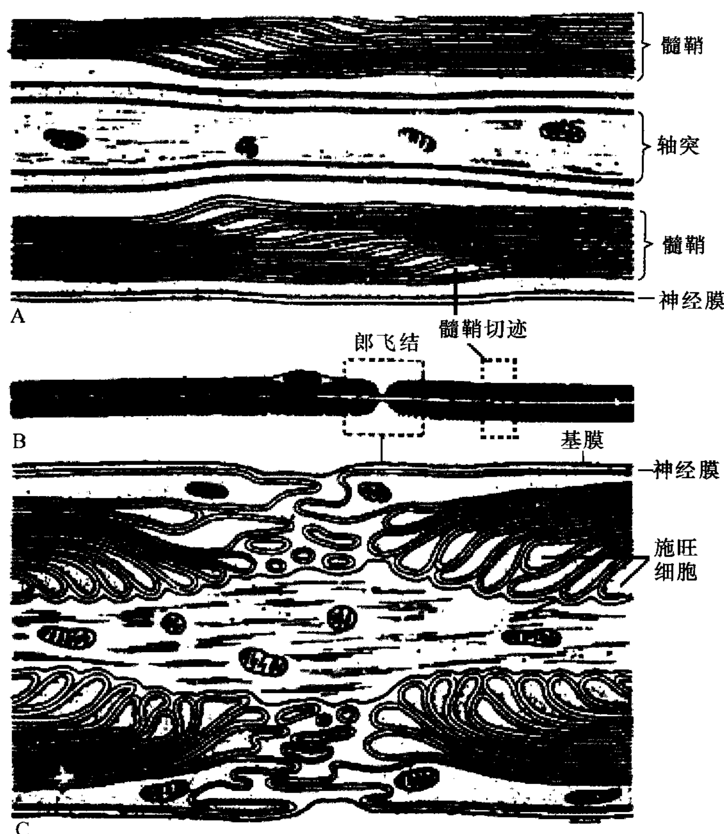


图 10-19　有髓纤维结构模式图

A. 髓鞘切迹(电镜)　B. 有髓纤维　C. 郎飞结

②中枢神经系统的有髓纤维　其髓鞘是由少突胶质的突起包卷轴突而形成的。一个少突胶质可伸出多个突起分别包裹多个轴突。

(2)无髓纤维　无髓纤维直径较细，每个神经膜细胞包裹数条轴突(图 10-20)，但不形成髓鞘，也无郎飞结，神经膜细胞连续包裹在轴突外表。因此，神经冲动是呈连续式传导，其传导速度比有髓纤维慢。自主神经节后神经纤维、嗅神经和部分感觉神经纤维等都是无髓纤维。

2. 神经　神经是指中枢以外的神经纤维束，分为脑神经、脊神经和自主神经。一根神经是由多条神经纤维集合成束，外包以致密结缔组织的神经外膜构成的。组成神经的许多神经纤维，又被结缔组织分隔成大小不等的神经纤维束，包裹神经纤维束的结缔组织称神经束膜。神经纤维束内的每条神经纤维周围的薄层疏松结缔组织称神经内膜。神经内血管丰富。

(五)神经末梢

神经末梢又称神经终末，一般是指周围神经纤维的终末部分，终止于全身各种组织或器官中，形成特有的结构。根据功能的不同，可分为感觉神经末梢和运动神经末梢两大类。

1. 感觉神经末梢　是感觉神经元周围突的终末部分，它与其附属结构共同构成感受器。按结构可将感觉神经末梢分为游离神经末梢和有被囊神经末梢两类。

(1)游离神经末梢　是由较细的有髓或无髓的感觉神经纤维终末部分失去神经膜细胞，并反复分支形成的裸露游离细支(图 10-21)，主要分布在表皮、角膜、毛囊的上皮细胞间和各型结缔组织内。游离神经末梢的主要功能是感受冷、热、轻触和疼痛等刺激。

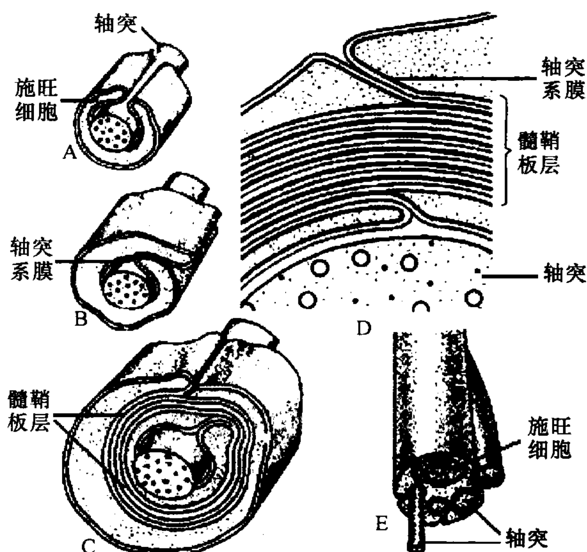


图 10-20　周围神经纤维超微结构模式图
A—C. 髓鞘发生过程　D. 有髓神经纤维超微结构
E. 无髓神经纤维超微结构

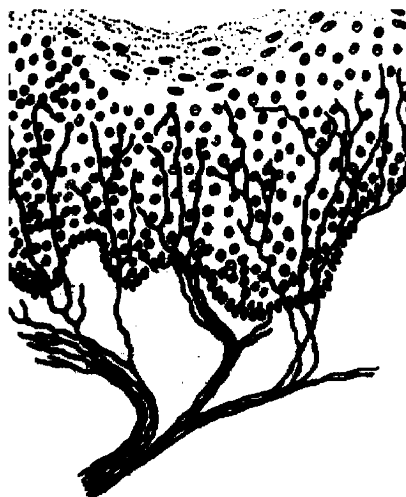


图 10-21　皮肤游离神经末梢

(2)有被囊神经末梢　此类神经末梢均有结缔组织包裹，常见的有触觉小体、环层小体和肌梭(图 10-22)。

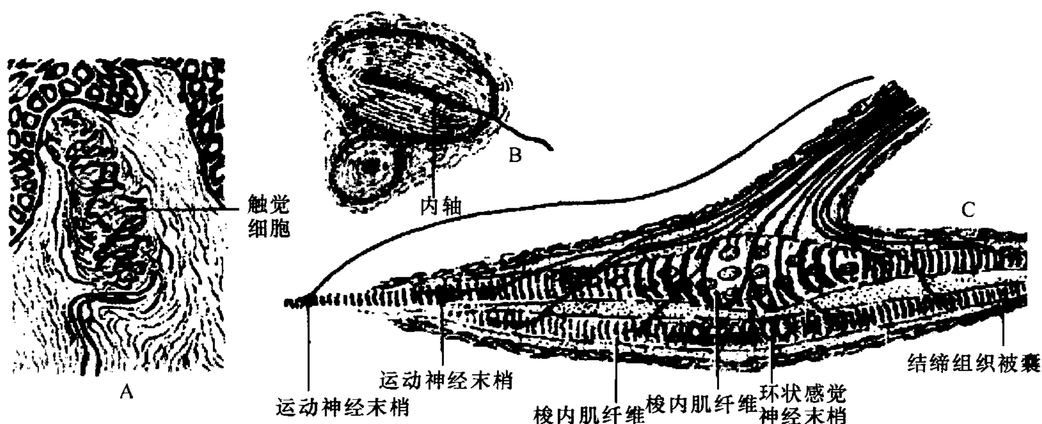


图 10-22　有被囊感觉神经末梢和肌梭结构示意图
A. 触觉小体　B. 环层小体　C. 肌梭结构

①触觉小体　触觉小体多见于手指、足趾掌面的真皮乳头内，主要功能是感受触觉。

②环层小体　广泛分布在皮下组织、肠系膜、骨膜、韧带、关节囊、胸膜、腹膜和胰腺等处。小体的被囊是由数十层同心圆排列的扁平细胞组成的，小体中央有一条均质状的圆柱体称内轴。环层小体的主要功能是感受压觉和触觉。

③神经肌梭　简称肌梭。分布于骨骼肌内，呈细长梭形，表面有结缔组织被囊，有数条细小的肌纤维，称梭内肌纤维。感觉神经纤维失去髓鞘后进入肌梭，呈环状包绕梭内肌纤维的中段，或呈爪状细支附在邻近中段处。梭内肌纤维的两端还有运动神经末梢。肌梭是一种本体感受器，主要感受肌纤维的伸缩变化，在调节骨骼肌的活动中起重要作用。

2. 运动神经末梢　运动神经末梢是分布于肌组织和腺体内的运动神经纤维的终末结构，支配肌纤维的收缩和腺体的分泌。运动神经末梢和所支配的组织共同组成效应器。运动神经末梢可分为躯体运动神经

末梢和内脏运动神经末梢两大类。

（1）躯体运动神经末梢　躯体运动神经末梢是分布于骨骼肌的运动神经末梢。每一末梢终末与一条骨骼肌建立突触联系，此连接区称运动终板，简称终板（图 10-23）。一个运动神经元的轴突及其分支所支配的全部骨骼肌纤维合称一个运动单位。该突触前膜中的突触小泡含的递质是乙酰胆碱，而突触后膜上有乙酰胆碱 N 型受体。

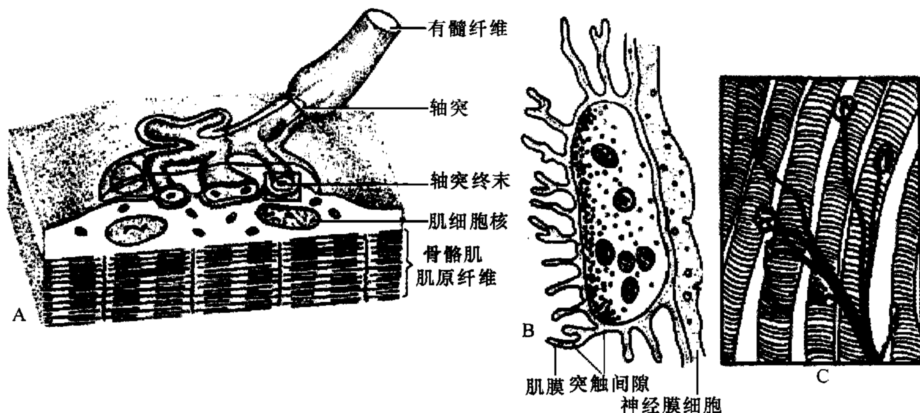


图 10-23　运动终板结构模式图

A. 运动终板超微结构　B. A 图局部放大　C. 运动终板显微结构

（2）内脏运动神经末梢　内脏运动神经末梢是自主神经节发出的节后无髓纤维末梢，分布到内脏及血管的平滑肌、心肌和腺细胞上，并构成突触。其突触小泡所含有的递质有的是乙酰胆碱，有的是去甲肾上腺素或肽类。

（六）神经纤维的再生

成体内的神经元是高度分化的细胞，当神经纤维受损后，只要胞体还保持生活能力，仍可生成新的胞突（图 10-24）。若胞体受伤，胞突就不能再生。神经膜细胞和基膜对轴突的再生起重要的诱导作用。

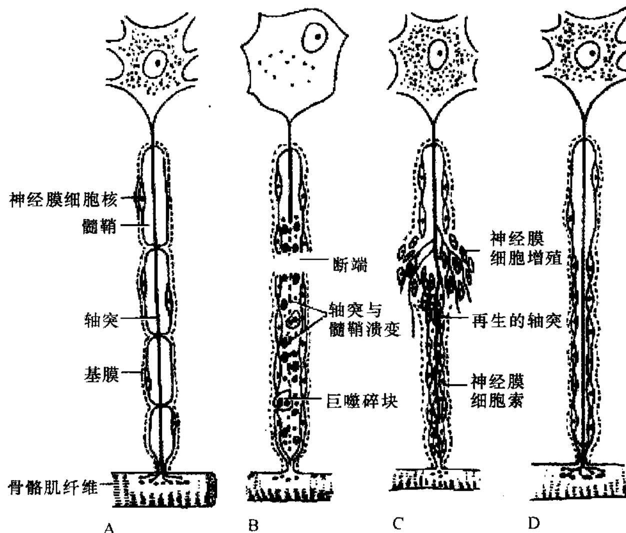


图 10-24　周围神经纤维的溃变与再生图解

A. 正常运动神经元及其神经纤维与骨骼肌　B. 神经纤维被截断，核偏位，尼氏体溶解，轴突与髓鞘溃变，巨噬细胞吞噬碎块　C. 骨骼肌纤维萎缩，神经膜细胞增生成索，轴突再生并长入神经膜细胞索　D. 再生的轴突与骨骼肌重建联系，肌纤维重新接受神经支配

第三节 皮 肤

脊椎动物的皮肤覆盖全身表面，直接与外界接触，是具有保护、排泄、调节体温和感受外界刺激等作用的最大器官。全身各处的皮肤厚度不一，眼睑、口唇、阴茎和耳廓的皮肤最薄，只有半毫米；手掌和足底等处皮肤最厚，可达 4 毫米；女性比男性、小儿比成人要薄些。

一、皮肤的结构

皮肤由表皮和真皮组成（图 10-25）。表皮在消化、呼吸、泌尿和生殖管道的开口处与黏膜直接相延续。

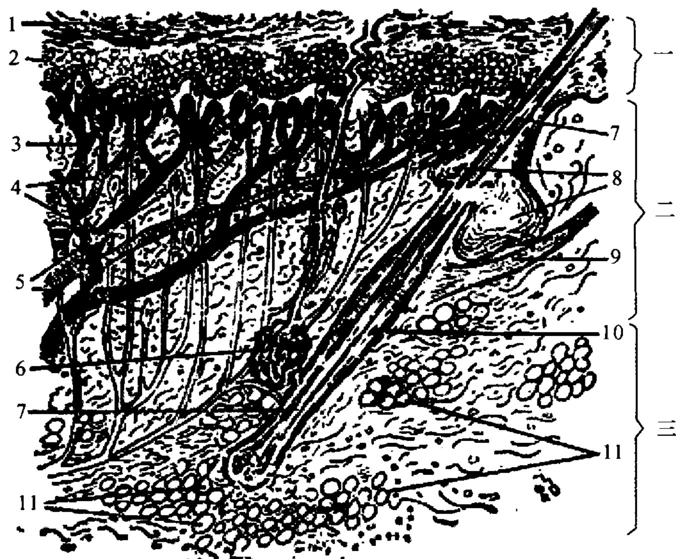


图 10-25 皮肤结构模式图
一、表皮 二、真皮 三、皮下组织
1. 表皮 2. 表皮的生发层 3. 静脉 4. 动脉
5. 感觉神经末梢 6. 汗腺 7. 毛根 8. 皮脂腺
9. 竖毛肌 10. 毛囊 11. 脂肪细胞

（一）表 皮

表皮是皮肤的最外层，由复层扁平上皮组成，可分为角质层和生发层。

1. 生发层 生发层位于皮肤的深层，贴近真皮的部分称为基底层。生发层的细胞具有很强的分裂增生能力，它们增生的细胞逐渐向表层推移，形成表皮的各层细胞。

在生发层细胞之间常夹有黑色素细胞。黑色素细胞内有丰富的、特有的黑色素颗粒。黑色素颗粒内有酪氨酸羟化酶，在此酶的作用下，可将成熟的黑色素颗粒内的酪氨酸羟化形成黑色素。黑色素的多少是决定皮肤颜色的因素之一。黑色素颗粒能吸收紫外线和其他射线，对机体深层组织起到保护作用。

2. 角质层 角质层位于皮肤的最表面，由多层扁平的上皮细胞组成。细胞干硬，已完全角化死亡。该层细胞轮廓不清，主要含有富含组氨酸的蛋白质，间隙中充满脂类物质。在靠近表面，细胞间的桥粒解体，逐渐脱落，即为皮屑。角质层对病原体有一定的屏障作用，同时又能防止体内水分过度蒸发。

表皮内没有血管，其营养的供应和废物的排出是通过细胞间隙的液体，这种液体再跟真皮中毛细血管内的血液之间进行物质交换。

（二）真 皮

真皮位于表皮下面，由结缔组织组成，与表皮牢固相连。结缔组织内含有多种结缔组织细胞以及大量的胶原纤维和弹性纤维，使皮肤既有弹性又有韧性。真皮深部与皮下组织相连，但两者之间的界限不清。真皮可分为乳头层和网状层两层。

1. 乳头层 为紧邻表皮的薄层结缔组织，突向表皮基底层而形成许多嵴状或乳头状的凸起，称真皮乳头，分布有丰富的毛细血管和游离的感觉神经末梢。

2. 网状层 位于乳头层下方，较厚。内有许多血管、淋巴管以及毛囊、汗腺、皮脂腺等，神经和神经末梢丰富。有的婴儿骶部皮肤真皮中有较多的黑色素细胞，使局部皮肤显灰蓝色，称胎斑。

（三）皮下组织

皮下组织一般不把它作为皮肤的组成部分。皮下组织由大量的疏松结缔组织和脂肪组织组成，具有保

温和缓冲机械压力的作用。皮下组织内含有丰富的血管和神经，毛囊和汗腺也常延伸到此层。其厚度因年龄、性别、分布部位而不同。腹部较厚，可达 3～5mm；眼睑、阴茎和阴囊等部位最薄，甚至不含脂肪。

二、皮肤的附属器

人和哺乳类的皮肤附属器包括毛发、皮脂腺、汗腺、指(趾)甲等(图 10-26)。

(一)毛　发

毛为哺乳动物所特有，具有保护、调节体温的作用。

1.分布　除了手掌和足底等部位外，人体大部分皮肤都长有毛。

2.结构　毛发由毛干和毛根组成。毛干和毛根由排列规则的角化上皮细胞组成，细胞内充满角蛋白并含黑色素。毛干露在皮肤之外，毛根埋在皮肤之内。毛根被上皮和结缔组织组成的毛囊包被。毛发自内向外依次由髓质、皮质和鳞片组成。其中，髓质疏松多孔，充有空气；皮质细胞有色素；鳞片层为角质细胞。

3.生长和营养　毛根和毛囊的下端合为一体，成为膨大的毛球。毛球的细胞具有分裂、增殖和分化的能力，是毛发的生长点。毛球底部凹陷，内含丰富的毛细血管、神经和结缔组织，称毛乳头，对毛球起营养作用。

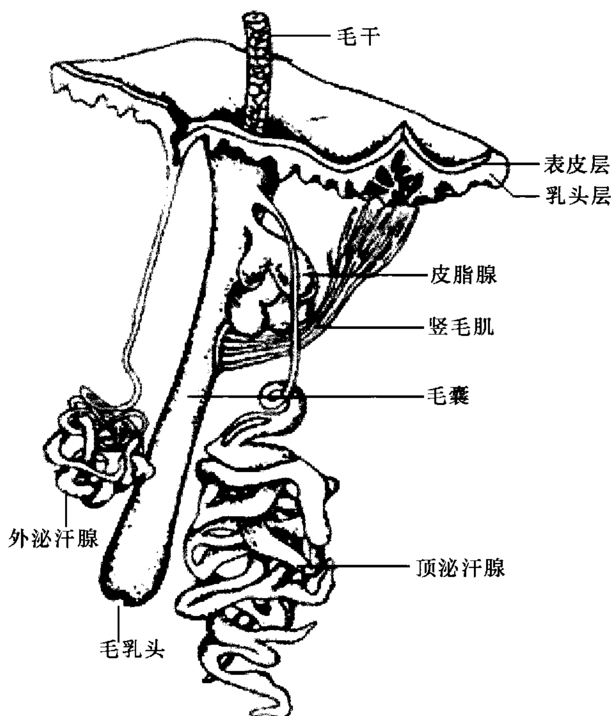


图 10-26　皮肤附属器示意图

毛发附近有一束扁圆柱状斜行的平滑肌，称竖毛肌(图 10-26)。竖毛肌下端附于毛囊，上端止于皮肤的真皮乳头层。竖毛肌受交感神经支配，当竖毛肌收缩时，毛囊与皮肤表面形成垂直，此时毛发竖立，皮肤表面出现许多小凹凸，俗称鸡皮疙瘩。哺乳动物的毛有季节性更换的特点。

(二)皮脂腺

皮脂腺为泡状腺(图 10-26)，属于全质分泌腺，由一个或几个囊状的腺泡与一个共同的短导管构成。导管大多开口于毛囊上段，也有直接开口在皮肤表面的。皮脂腺的发育和分泌受性激素和肾上腺皮质激素的调节。青春期活动旺盛，皮脂腺开口处受阻则形成粉刺。皮脂能润滑皮肤和毛发，防止水分过多蒸发。

(三)汗　腺

汗腺可根据分泌形式和分泌物性质分为外泌汗腺和顶泌汗腺两种(图 10-26)。

1.外泌汗腺　即通常所称的汗腺，又称小汗腺。

(1)分布　除口唇、阴茎的龟头、阴蒂等处外，小汗腺几乎遍及全身的皮肤中，但不同部位皮肤内的汗腺密度不同，以掌和足底等部位为最多。

(2)结构　汗腺可分为分泌部和导管部。分泌部由单层柱状上皮围成较粗的管，盘曲成团，位于真皮深层和皮下组织中。

(3)作用　汗腺分泌的汗液含有约 99% 的水和 1%的无机盐(氯化钠、氯化钾、氯化钙等)、氨基酸、乳酸、尿素等。所以汗腺有排泄废物、湿润皮肤、参与调节体温、调节水盐平衡等功能。

出汗是哺乳动物调节体温的重要方式，当气温达 35℃时人体散热主要靠汗液的分泌和蒸发。汗液的成分与尿液相似，人体皮肤有 200 多万个汗腺，可看做是特种形式的肾脏。在排泄废物和保持水、盐平衡上，其功能与肾脏的功能可互相补偿。当肾脏功能减退时，汗腺能补偿一部分肾脏的排泄功能。尿毒症病人在皮肤表面堆积的尿霜，即为由汗腺排出的尿素。

2. 顶泌汗腺　分布在腋窝、腹股沟、乳晕、阴部和肛门等处，又称大汗腺。它与外泌汗腺不同的是：分泌部的管腔更大，约大10倍；属顶质分泌腺，胞质内含有许多分泌颗粒和溶酶体；导管较细直，开口于毛囊上段。分泌物为较黏稠的乳状液，含水、铁、蛋白质、糖类、脂类、有嗅物质和有色物质等。分泌物被细菌分解后产生特别的气味，即常说的狐臭。这种腺体在青春期后由于受性激素的刺激，分泌旺盛。

（四）指（趾）甲

指（趾）甲由甲体、甲床、甲母质组成。甲体由多层连接牢固的角化死细胞构成，细胞内充满角质蛋白丝。甲体下面的组织称甲床，由非角化的复层扁平上皮和真皮组成。甲体的近端埋藏于皮肤的深凹内，称甲根。甲体两侧嵌在皮肤的甲襞内。甲根周围为复层扁平上皮，其基底层细胞分裂活跃，称甲母质，是甲体的生长区。甲母质新生的细胞发生角化，并向甲体方向移动，构成甲体。指（趾）甲受损或拔除后，如甲母质保留，甲仍能再生。

由此可见，皮肤具有保护机体、感受刺激、调节体温、分泌和排泄，还有吸收、渗透、参与代谢、贮存营养和参与免疫等多种生理功能。因此，皮肤对维持人体健康有重要意义。

第四节　运动系统

运动系统由骨、骨连接和骨骼肌三部分组成，对人体具有支持、保护、运动和造血等功能。全身的骨通过骨连接构成人体的支架，即骨骼（图10-27），有维持体形、支撑身体和保护内部器官等作用；骨骼肌借肌腱附着于相邻两块骨的骨面上，收缩时以骨连接为支点，牵引骨产生活动。因此，在运动过程中，骨是杠杆，骨连接是支点，骨骼肌是运动的动力。

人体骨骼由206块骨通过相应的骨连接构成。人体骨骼可分为颅骨、躯干骨和四肢骨三个部分，分别由29、51和126块骨构成；也可按中轴骨和附肢骨两部分划分，中轴骨包括颅骨和躯干骨。

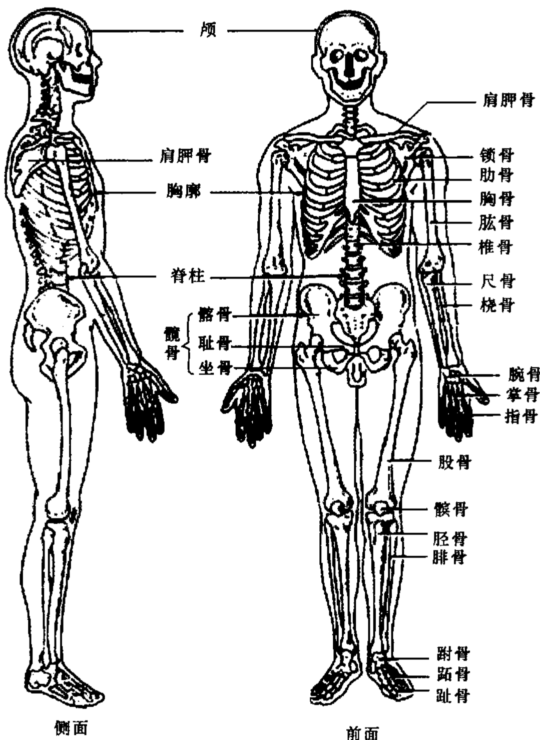


图10-27　成人全身骨骼

一、骨与骨连接

（一）概　述

1. 骨　骨骼是由多块骨通过相关的骨连接连接而成的。

（1）骨的形态　成人全身有206块骨，约占体重的20%。根据形状，一般可分为长骨、短骨、扁骨和不规则骨等。

长骨多呈管状，分中部稍细的骨干和两端膨大的骺。在幼年时期，骨干和骺之间有骺软骨，骺软骨细胞的不断分裂和骨化使骨长长；成年后骺软骨完全骨化，只留一骺线。长骨存在于四肢。短骨一般为立方体，如跗骨和腕骨等。扁骨呈板状，主要构成腔壁，对腔内器官起保护作用，如颅顶骨、髋骨、肩胛骨和肋骨等。不规则骨形状不规则，如椎骨。

（2）骨的结构　骨属于器官，是由骨膜、骨质、骨髓以及神经、血管等部分构成（图10-28）。

①骨膜　骨膜除关节面外，骨的内、外表面均覆盖有骨内膜和骨外膜，主要由结缔组织构成，其中分布有大量的血管和神经，因而对骨有营养作用。幼年时，骨外膜内层和骨内膜的细胞功能活跃，能分化为成骨细胞，参与骨的长粗。成年后，成骨细胞转为G_0期。如骨折时，骨膜G_0期细胞能恢复为成骨细胞，产生骨组织，使骨愈合。

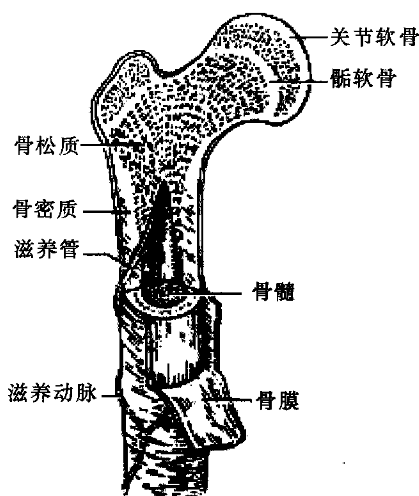


图 10-28　长骨的构造

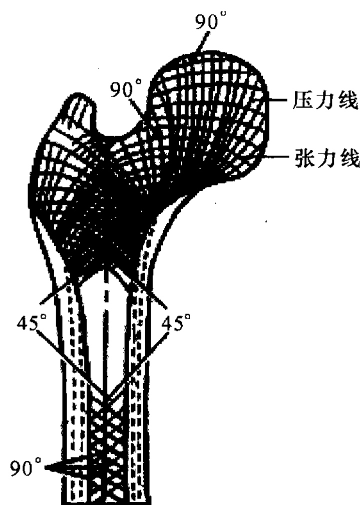


图 10-29　骨小梁的排列方向

②骨质　是骨的主要成分，有骨密质和骨松质之分。骨密质致密而坚硬，由有规律而紧密排列的骨板构成，这种结构抗压力、抗扭曲力强；骨松质结构疏松，呈蜂窝状，由许多交织成网的杆状或片状的骨小梁构成(图 10-29)。骨密质分布于骨质的外层，有的同时在骨质的内表面也有分布(如颅顶扁骨)，而骨松质则分布于骨质的内层或夹在内、外骨密质之间，成年长骨的骨干部分几乎没有骨松质的分布。

③骨髓　骨髓分为红骨髓和黄骨髓，填在骨髓腔和骨松质的网眼内，主要由多种类型的细胞和网状结缔组织构成，并有丰富的血管分布。在胎儿至儿童时期全部为红骨髓，有造血功能。当长大到 5～7 岁时，在长骨骨干部分的骨髓腔内的红骨髓就会逐渐为脂肪组织所代替，转呈乳黄色，称黄骨髓，失去造血功能。当大量失血或严重贫血时，黄骨髓又能转化成红骨髓而执行造血功能。骺、不规则骨、短骨和扁骨中的红骨髓终生存在。可以说，在正常生理状况下，在骨中红骨髓和骨松质是相伴存在的。

(3)骨的化学成分和物理性质　骨具有很大的硬度和一定的弹性，因而非常坚韧。成人的股骨和肱骨分别能承受 63～400kg 和 174～276kg 的压力。

骨的上述物理特性是由骨的化学成分决定的。成人骨中的有机物约占 1/3，无机物约占 2/3。有机物主要是胶原纤维，在骨板中成层排列，使骨具有韧性和弹性。无机物主要是各种钙盐，沉积在胶原纤维的周围，使骨有了硬度。这些无机盐可被盐酸所溶解。

骨的化学成分和物理性质与年龄有关。幼年时，骨中的有机物较多，因而硬度小，易变形；老年人与此相反，骨中的无机物较多，故硬而脆，容易发生骨折。

骨的可塑性很大。体内、外诸多因素，如劳动、体育、锻炼和营养条件等都可以通过神经、体液的调节，对骨的生长发育和形态建成产生一定的影响。

(4)骨的发生和生长　骨由幼稚的结缔组织发育而成。其发生有两种形式：一种叫膜内成骨，是幼稚的结缔组织先增殖成结缔组织膜，膜再形成骨，如颅盖各骨的形成。另一种叫软骨内成骨，是幼稚的结缔组织先形成软骨雏形，再改建成骨，如躯干骨和四肢骨的形成。

骨的生长有长长和长粗两个方面。长骨的长长靠骺软骨细胞的分裂和骨化，长骨的长粗靠骨膜中的成骨细胞的分裂和骨化。

2. 骨连接　骨与骨之间的连接装置称骨连接。人体的骨连接可分为以下两种(图 10-30)。

(1)纤维连接　两骨之间借助于纤维结缔组织、软骨或骨相连接，之间无腔隙，活动范围很小甚至不活动。如各椎骨之间的韧带连接；颅骨之间的连接等。

(2)滑膜关节连接　两骨之间借膜性囊互相连接。其间具有腔隙，活动幅度大，这种连接称滑膜关节，简称关节。

①关节的基本结构　包括关节面、关节囊和关节腔。

关节面是相邻两骨的接触面。多为一凹一凸，凹面称关节窝，凸面称关节头，其表面覆盖有一层关节软

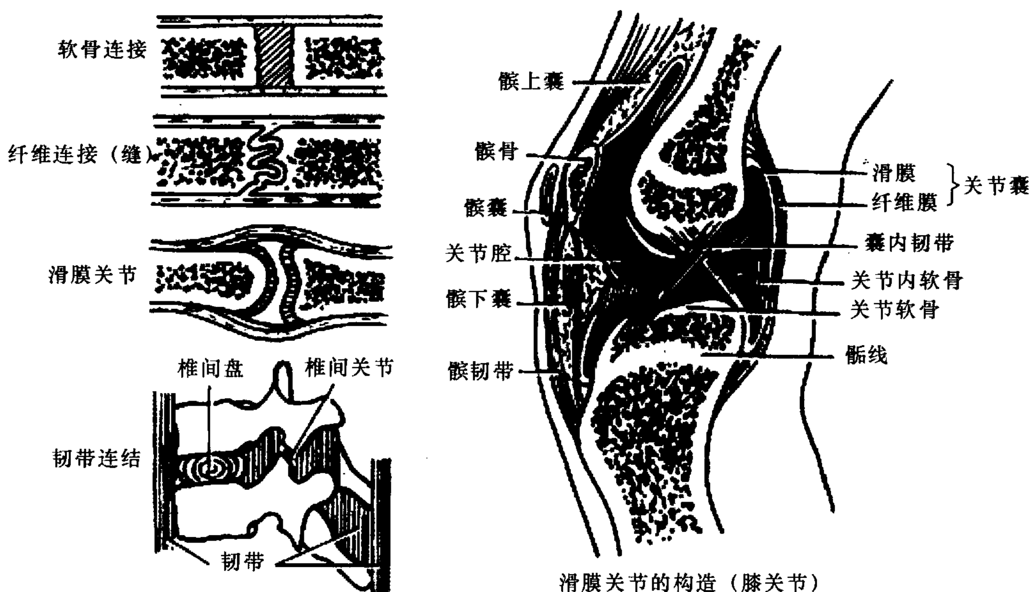


图 10-30 骨连接类型和滑膜关节的构造(膝关节侧面观)

骨,使两关节面的接触更加适合。这种结构特点使两关节面减少摩擦和缓冲两骨之间的碰撞。关节软骨内无血管和神经的分布,营养来自于滑液和关节囊周围的血管供应。

关节囊由结缔组织构成,牢牢地附着于关节面周缘的骨面上,包围整个关节。囊壁的外层——纤维膜由致密结缔组织构成,厚而坚韧,分布有丰富的血管和神经;内层——滑膜,薄而柔软,由疏松结缔组织构成,紧贴于纤维层的内表面,能分泌滑液,减少关节面间的摩擦。

关节腔是关节囊所围成的腔,内有少量滑液,有润滑和营养关节软骨的作用。关节滑膜发炎时,腔内大量积液,伴有关节的肿胀和疼痛,影响关节的活动。腔内为负压,有利于关节的稳固。

②关节的辅助结构　如韧带、关节盘和关节唇等,是某些关节的一些特化结构,以适应关节运动的灵活性和连接的稳固性。韧带是位于关节囊周围或关节囊内的致密结缔组织束,可增强关节的稳固性。关节盘和关节唇由软骨构成,位于关节面之间,使其形态更相适应,增强关节的稳固性和灵活性。

关节面、关节腔、滑膜和关节内的滑液都是维持关节灵活的因素;而关节囊、关节韧带、关节唇及关节腔内的负压则是保证关节稳固性的因素。

③关节的运动　在骨骼肌的牵引下,关节能做各种运动,其形式有屈和伸、内收和外展、旋转和环转等。

(二)躯干骨及其连接

躯干骨包括椎骨、肋骨和胸骨三种类型,并由此通过一定的骨连接组成脊柱和胸廓两个部分。

1. 脊柱　脊柱是哺乳动物的中轴,由椎骨、骶骨和尾骨及其之间的骨连接共同构成。具有支持身体与运动,保护骨髓和内脏的作用。

(1)椎骨的一般形态　每一块椎骨都包括前方的椎体和后方的椎弓两部分(图 10-31)。椎体上、下面双平,椎体和椎弓共同围成椎孔。全部椎骨的椎孔连通而成椎管,其中容纳脊髓。椎弓上有七个突起。两相邻的椎骨之间的两侧各有一个椎间孔,是脊神经和血管的通道。

(2)脊柱的组成和椎骨的连接　幼儿的脊柱由 33～34 块椎骨组成,可分为颈椎 7 块、胸椎 12 块、腰椎 5 块、骶椎 5 块和尾椎 4～5 块。随着年龄的增长,5 块骶椎愈合成一块骶骨,4～5 块尾椎愈合成一块尾骨,因此成人脊柱一般由 24 块椎骨、1 块骶骨和 1 块尾骨组成。颈椎的第一块为寰椎,没有椎体、棘突和关节突,只有前弓和后弓(图 10-31)。第二块为枢椎。寰椎和枢椎是动物在陆地生活以后适应头部的运动而产生的。哺乳动物颈椎恒为 7 块,极个别动物例外。

各椎骨之间借椎间盘、韧带和关节等相连接(图 10-32)。

① 椎间盘　椎间盘是相邻二椎体间的纤维软骨板(寰椎与枢椎间无椎间盘);椎间盘自上而下逐渐增

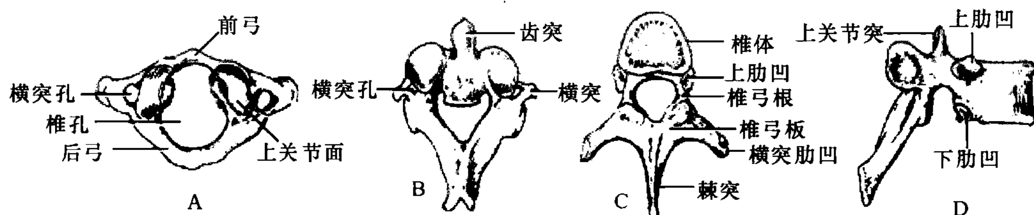


图 10-31 椎骨

A. 寰椎上面观 B. 枢椎上面观 C. 胸椎上面观 D. 胸椎右侧面

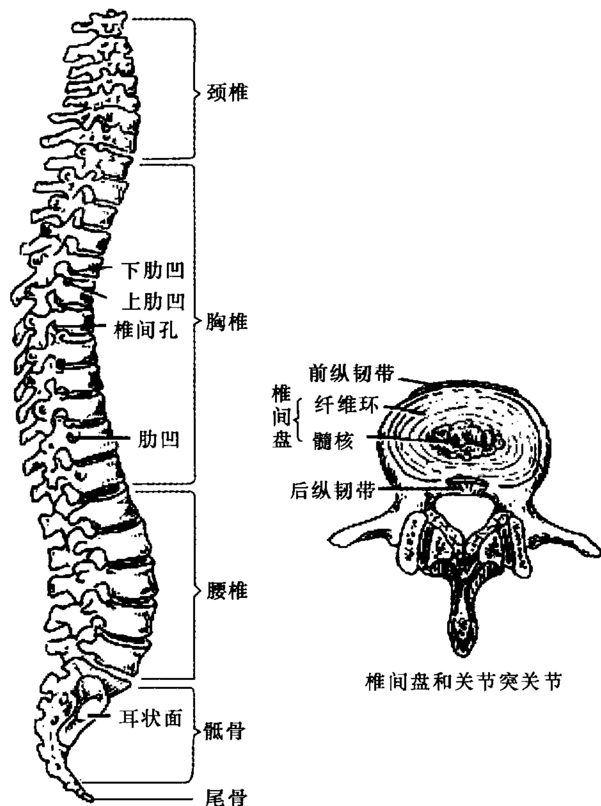


图 10-32 脊柱的侧面观及椎间盘的正面观

加，起弹性垫的作用，同时也可增加脊柱运动的幅度；椎间盘的总长度约占脊柱全长的 1/4。盘的周围为纤维环，紧密连接相邻的两个椎体。

② 韧带 连接椎骨的还有韧带，有长、短两类。长韧带纵贯脊柱全长，在椎体前、后方各有前纵韧带和后纵韧带；短韧带连接相邻两椎骨。

③ 关节 椎间关节属于微动关节。寰椎和枢椎之间有三个独立的关节，共同组成寰枢关节，属于联合关节，可使头部作旋转运动。寰枕关节属于联合关节，由枕骨髁与寰椎上关节面构成，可使头部前俯、后仰和侧屈。

(3)脊柱的形态 脊柱上端承托脑颅，胸段借肋与胸骨连接构成胸廓，骶、尾段与髋骨共同围成骨盆。长时间静卧较站立时相差 2～3 厘米，这是由于站立时椎间盘受压挤所致。

从侧面观察，脊柱呈“S”形，有颈曲、胸曲、腰曲和骶曲等四个生理弯曲。其中，颈曲和腰曲凸向前方，而胸曲和骶曲凸向后方。人的四个生理弯曲是与人类的直立行走相适应的，能缓冲剧烈运动时对脑的震荡，并有利于保持身体平衡。

2. 胸廓　人的胸廓由 12 块胸椎、12 对肋、1 块胸骨和它们之间的骨连接共同围成(图 10-33)。有保护胸腔脏器和一部分腹腔脏器的作用,并参与呼吸运动。

肋包括肋骨和肋软骨两部分。第 1～7 对肋借肋软骨与胸骨构成关节称为真肋;第 8～10 对肋,借前端肋软骨与上位肋软骨相连,形成左、右肋弓,称假肋;第 11、12 对肋前端游离于用腹壁肌层中,称浮肋。

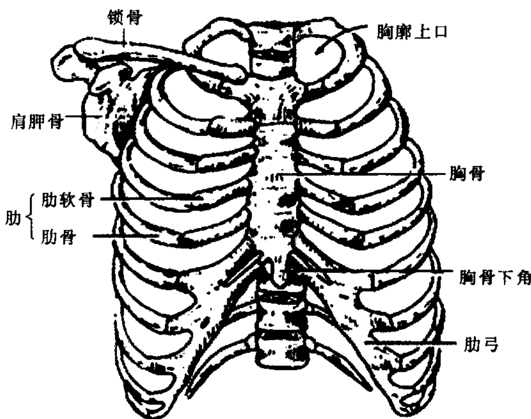


图 10-33　胸廓(前面)

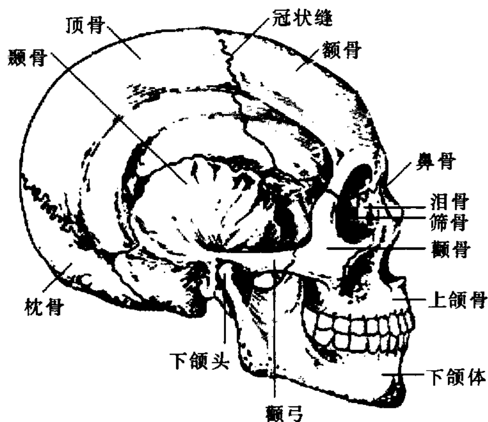


图 10-34　颅的侧面观

(三)颅骨及其连接

颅由 23 块颅骨组成(不含三对听小骨)。除下颌骨和舌骨以外,其他各骨彼此借缝或软骨牢固地结合在一起,对头部器官起支持和保护作用。颅包括脑颅和面颅两部分(图 10-34)。脑颅由 8 块脑颅骨组成,它们共同围成颅腔,容纳并保护脑。面颅由 15 块面颅骨构成,它们形成颜面的骨性基础,以及眶、鼻腔和口腔的支架。

(四)四肢骨及其连接

人类上肢骨和下肢骨都由上、下肢带骨和自由上、下肢骨两部分组成。自由上、下肢骨借上、下肢带骨与躯干骨相连接。由于直立,上肢骨不需支撑体重而获得自由,因而形体轻巧,成为运动灵活的劳动器官;下肢骨粗壮强大,适应支撑体重,并移动身体前进。在连接方面,上肢骨连接以灵活为主,下肢骨连接以稳固为主。

1. 上肢骨及其连接

(1)上肢带骨　包括锁骨和肩胛骨(图 10-27,33)。锁骨一端与胸骨柄相关节,另一端与肩胛骨相关节。锁骨不仅具有连接上肢与躯干的作用,而且支撑肩胛骨向外方,以增加上肢的活动范围。

(2)自由上肢骨　包括肱骨、前臂骨和手骨。肱骨又称上臂骨。前臂骨包括桡骨和尺骨。手骨分为腕骨、掌骨和指骨三部分:腕骨共 8 块,排成两列,每列 4 块。掌骨共 5 块。指骨共 14 块,拇指 2 节,其他四指均为 3 节。

(3)上肢主要关节的构造　胸锁关节是上肢与躯干连接的唯一关节,由锁骨的胸骨端和胸骨柄构成。肩关节由肱骨头和肩胛骨的关节盂构成。肘关节是一个复关节,包括肱桡关节、肱尺关节和桡尺近侧关节等三个关节。

2. 下肢骨及其连接

(1)下肢带骨　又称髋骨(图 10-27,35),在幼年时由髂骨、坐骨和耻骨构成,约 16 岁以后,软骨逐渐骨化,成为一块髋骨。

(2)自由下肢骨　包括股骨、髌骨、小腿骨和足骨。髌骨包埋在股四头肌的肌腱中,前面粗糙,后面光滑为关节面,与股骨的髌面相关节。小腿骨包括胫骨和腓骨。足骨包括跗骨、跖骨和趾骨。跗骨 7 块,排成两列。跖骨 5 块,趾骨 14 块。

(3)下肢主要关节的构造　骶髂关节由骶、髂两骨的耳状面构成。髋关节由髋臼和股骨头构成。膝关节由股骨下端、胫骨上端和髌骨构成。骨盆是由骶骨、尾骨、左右髋骨及其间的骨连接构成的一个完整骨环

(图 10-35)，具有保护盆腔内的脏器和传递重力的作用。

3. 人类四肢骨的特点　人类直立后，上肢和下肢在功能上有了分工，形态结构上出现了分化。上肢从支撑的功能中解放出来，成为劳动器官，在稳固与灵活这一对矛盾中，灵活发成为矛盾的主要方面，因而上肢骨形体轻巧，关节松弛，附属结构较少；下肢则着重于支撑体重，便于行走，故稳定与坚固又成为矛盾的主要方面，因此下肢骨形体坚实粗壮，关节稳固性强，连接紧密。

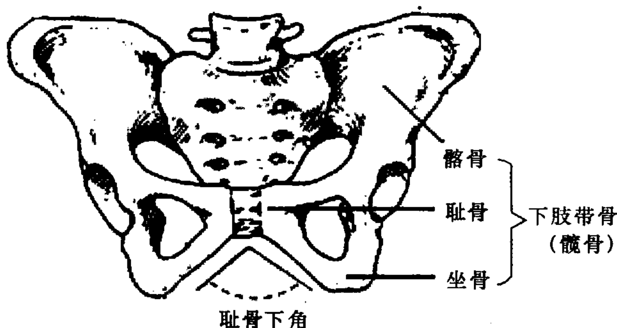


图 10-35　骨盆

二、骨骼肌

(一)概　述

人体全身共有 600 多块骨骼肌，约占总体重的 40%。一块骨骼肌为一个器官。

1. 肌的形状和起止点

(1)肌的构造　一块肌肉由肌腹和两端的肌腱组成。肌腹主要由骨骼肌纤维构成，外包有一层结缔组织的膜，肌腹有收缩性。肌腱由致密结缔组织构成，无收缩性，一端牢固地附着在骨的表面，起传递力的作用。长肌的腱多呈索状，阔肌的腱薄而宽阔，称腱膜。

(2)肌的形状　肌的形状是多种多样的，一般可分为长肌、短肌、扁肌和轮匝肌四种(图 10-36)。

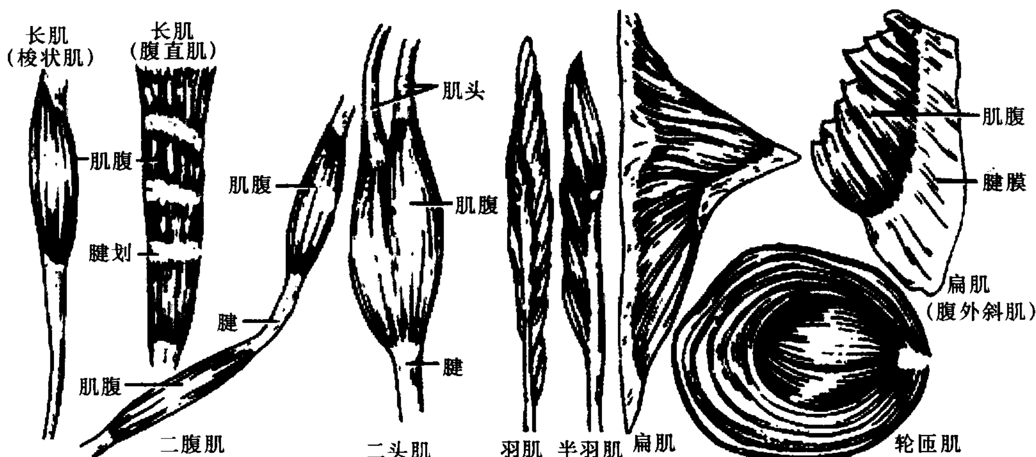


图 10-36　肌的形态

(3)肌的起止点　肌一般附着于邻近的两块或两块以上的骨面上，跨过一个或多个关节，收缩引起关节运动。在运动中比较固定的一端称起点，多在身体的近侧；活动较大的一端称止点，多在身体的远侧。但起、止点是相对的，随着运动情况的变化往往可以变换。

2. 肌在运动中的协调关系　大多数肌都是成群分布于关节的周围，一般屈肌位于关节的前方，伸肌位于关节的后方，内收肌位于关节的内侧，外展肌位于关节的外侧。如在肱二头肌收缩的同时，肱三头肌舒张，完成屈前臂的动作。因此完成一个动作往往是由几块相关的骨肉协调进行的。

3. 肌的命名　肌的命名原则很多。有的根据形状命名，如三角肌、斜方肌等；有的根据作用命名，如屈肌、伸肌、展肌、收肌等；有的根据肌束方向命名，如斜肌、横肌、直肌等；有的根据构造特点命名，如二头肌、三头肌、四头肌等；有的根据肌的位置命名，如肋间外肌、肋间内肌等；有的根据肌的起止点命名，如胸锁乳突肌、肱桡肌等；也有的综合以上命名原则来命名，如肱二头肌、股四头肌等。

(二)全身骨骼肌的分布概况

人体骨骼肌的分布与直立行走和劳动特点是密切相关的。全身骨骼肌可分为头颈肌、躯干肌和四肢肌(图 10-37)。

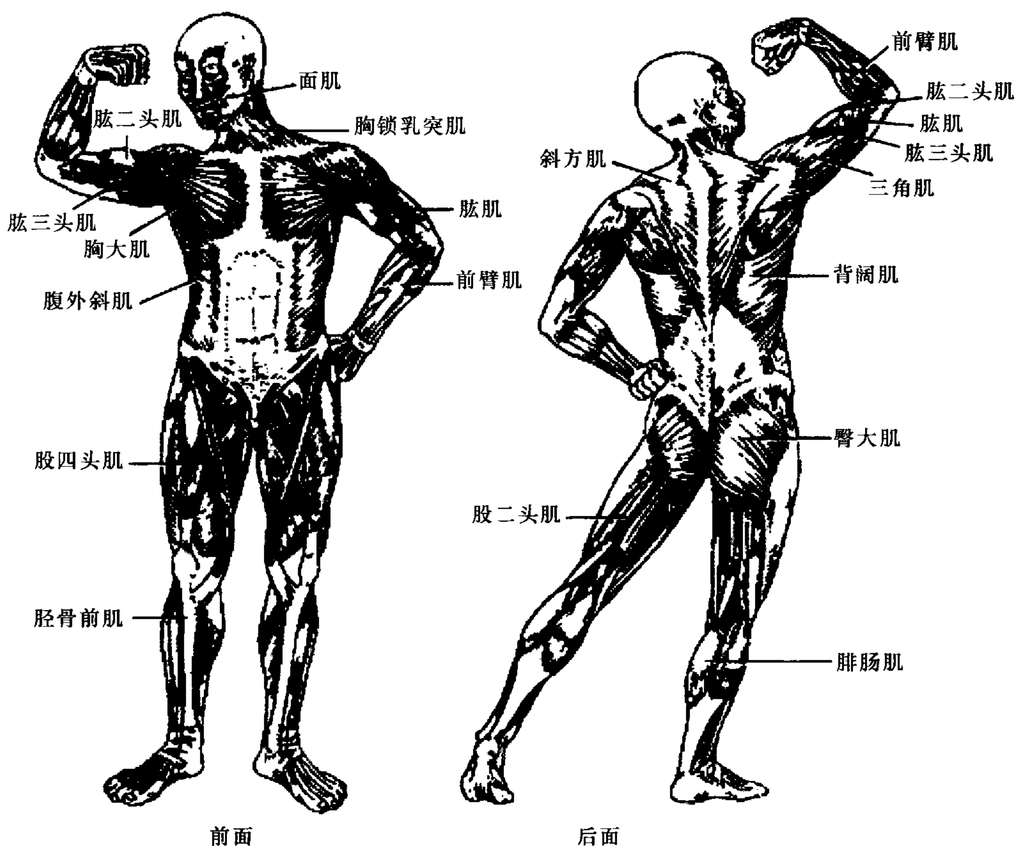


图 10-37 全身主要的骨骼肌

1.头颈肌 分为头肌和颈肌。头肌又分为面肌和咀嚼肌。面肌属于皮肤肌,大都分布在口、眼、鼻的周围。起自颅骨,止于面部皮肤,收缩时使面部皮肤拉紧,出现皱褶,改变口裂和睑裂的形状,表现出喜、怒、哀、乐等多种表情,并参与语言和咀嚼等活动。咀嚼肌都止于下颌骨,运动下颌关节,产生咀嚼运动,并协助说话。

2.躯干肌 可分为背肌、胸肌、膈肌和腹肌。胸肌的肋间内肌和肋间外肌参与呼吸运动。膈位于胸腔与腹腔之间,呈穹隆状,是哺乳动物特有的结构。膈的周围是肌质部,中央为腱质部。起自胸廓下口周缘,各部肌纤维向中央移行于中心腱。膈是重要的呼吸肌,收缩时拉中心腱向下,扩大胸腔容积,以助吸气;舒张时恢复原位,胸腔容积缩小,以助呼气。膈与腹肌同时收缩则增加腹压,可协助排便、分娩和呕吐等活动。膈上有三个裂孔:主动脉孔(有主动脉和胸导管通过)、食管裂孔(有食管和迷走神经通过)和腔静脉孔(有下腔静脉通过)。

3.四肢肌 分为上肢肌和下肢肌。人类由于身体直立姿势,上、下肢有了分工,肌的形态和分布也出现显著的差别。上肢肌适应灵活的运动,肌形细巧,数目较多;下肢肌适应支撑和移动身体,则强大有力,数目较少。

第五节　循环系统

循环系统包括心血管系统和淋巴系统两部分。它们的主要机能是：①在体内运输氧气和营养物质，CO_2 等废物；②把内分泌腺产生分泌的激素运送到靶器官，实现机体的体液调节；③有利于机体内环境理化性质的相对稳定和一定的防御机能；④心血管系统还具有内分泌功能，这是近些年来发现并证实的。

心血管系统由心和血管组成。血管分为动脉、静脉和毛细血管。心是血液循环的动力器官；动脉是运送血液离心的血管，静脉是运送血液回心的血管；毛细血管是连于动脉和静脉之间，互相连接成网状的微细血管，血液在此与组织细胞进行物质和气体交换。

血液由心脏节律性地泵出，经动脉、毛细血管、静脉再返回心脏。这种周而复始的循环流动，称为血液循环(图 10-38)，可分为体循环和肺循环。前者是指血流从"左心室→主动脉→体动脉→全身毛细血管网→体静脉→上、下腔静脉→右心房"的过程。后者是指血流从"右心室→肺动脉→肺部毛细血管网→肺静脉→左心房"的过程。

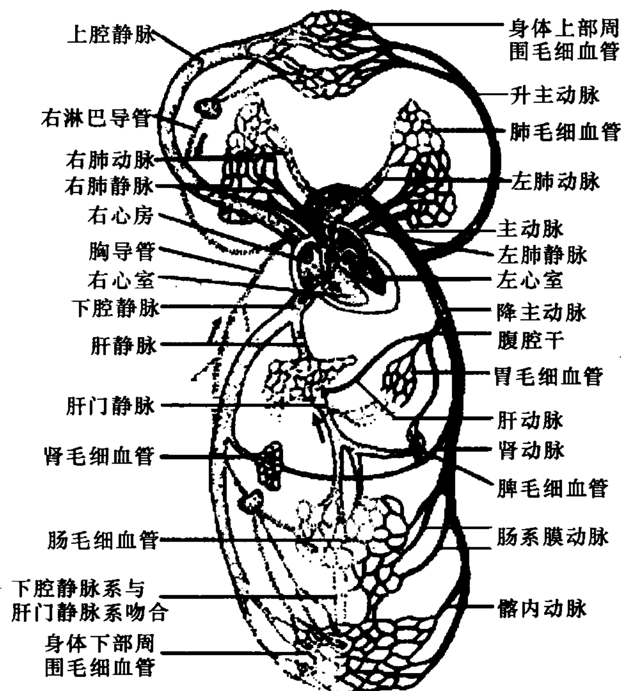


图 10-38　血液循环示意图

一、血　管

(一)动　脉

1. 动脉的分布　动脉多分布于身体的较深部位。这样能减少体表损伤而大出血的几率。但也有少数分布较浅，如腕部的桡动脉，颈部的颈总动脉，可以用手摸到这些动脉的搏动。

2. 动脉的主要类型　按分布，动脉包括肺循环的动脉和体循环的动脉。

(1)肺循环的动脉　有起自于右心室的肺动脉干，以及由肺动脉干分支而成的左、右肺动脉。左肺动脉较短，又分为二支进入左肺上、下两叶；右肺动脉较长且粗，在右肺门处分成三支进入右肺的上、中、下三叶。

(2)体循环的动脉　主动脉为体循环动脉的主干。体循环的各级动脉均直接或间接由主动脉发出。依其行程，主动脉可分为升主动脉、主动脉弓和降主动脉。降主动脉以膈为界又分为胸主动脉和腹主动脉。

按管腔的大小，动脉又可分为大、中、小和微动脉四级，但它们之间没有明显的界限。

3. 动脉的管壁结构　总的特点是管壁厚，弹性大，管腔较小，其中的血流速度快，如图 10-39。

中动脉管壁的一般结构包括内膜、中膜和外膜三层（图 10-40）。内膜的内表面为一层扁平上皮，表面光滑。中膜主要由弹性纤维和 10～40 层不等的环形排列的平滑肌组成，故称为肌性动脉。外膜由疏松结缔组织构成，含有成纤维细胞，它对局部受损的血管外膜有修复作用。



图 10-39　动脉、静脉和毛细血管

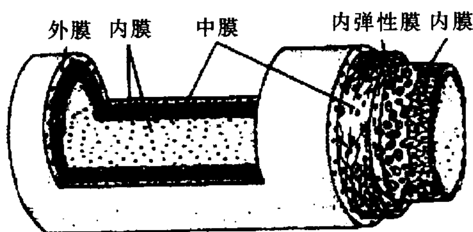


图 10-40　中动脉模式图
（示管壁各层，厚度比例近似活体）

大动脉是近心的动脉，如主动脉、肺动脉等，其管壁有较厚的中膜，弹性好，故称为弹性动脉。小动脉和微动脉又称外周阻力血管，其管壁弹性纤维较少，平滑肌相对增多，富有收缩性；在神经和体液的调节下能改变口径大小，调节血压和外周血流阻力。

血管受植物性神经支配。动脉内部神经分布的密度较静脉丰富，尤其是中、小、微动脉更丰富。毛细血管是否存在神经分布尚未肯定。

4. 动脉管壁的年龄变化　动脉管壁结构的发育直到成年时才趋于完善。出生时，大动脉属于肌性血管，以后才逐渐发育成弹性动脉；中年时，血管壁中平滑肌开始减少，结缔组织成分增多，血管壁硬度逐渐变大；老年时，血管壁增厚，内膜出现钙化，胶原纤维之间的交联度增加，脂类物质沉积，内弹性膜断裂，血管壁硬度增大。

（二）静　脉

1. 静脉的分布　中静脉及小静脉常与相应的动脉伴行（图 10-39），分布较深；“青筋”就是分布较浅的大静脉。

2. 静脉的主要类型

（1）肺循环的静脉　主要为肺静脉，左、右各 2 条，分别收集左、右肺毛细血管的动脉血。

（2）体循环的静脉　主要包括上腔静脉系、下腔静脉系和心静脉系三个部分。

上腔静脉系由上腔静脉及其属支组成，收集头颈部、上肢和胸壁的静脉，最后注入右心房。下腔静脉系是人体最粗大的静脉干，由下腔静脉及其属支组成，收集下肢、盆部和腹部的静脉血，最后注入右心房。心静脉系收集心脏静脉血。

静脉由小到大，逐渐汇合，管径逐渐增粗，管壁加厚，可分为微静脉、小静脉、中静脉和大静脉。

3. 静脉的管壁结构　与伴行的动脉相比，管壁薄而柔软，平滑肌和弹性纤维少，结缔组织成分多，因而弹性小；静脉管腔大；管腔内血流速度较慢。

管径在 2mm 以上的静脉管壁内膜突向管腔，形成两个相对的半月形薄膜，称为静脉瓣。静脉瓣表面衬有内皮，中心为结缔组织。四肢静脉的静脉瓣较多，尤其是下肢更多，其作用是防止血液倒流（图 10-41）。

（三）毛细血管

毛细血管是连通于微动脉和微静脉之间的管径最细（平均约 8μm）的血管。

1. 毛细血管的分布　毛细血管分布最广，并且分布与局部组织的代谢有关。在代谢旺盛的组织和器官，如骨骼肌、肝、肾等毛细血管较密；在代谢功能较低的组织和器官，如平滑肌、腱、骨等毛细血管则较稀疏。

2. 毛细血管的结构 毛细血管壁主要由内皮和基膜组成。较细的毛细血管横切面由一个内皮细胞围成，较粗的毛细血管由2～3个内皮细胞围成。

3. 毛细血管的类型 电镜下，根据内皮细胞的结构特点，毛细血管可分为三类(图10-42)。

(1)连续毛细血管 内皮细胞基底面有完整的基膜，相邻内皮细胞通过紧密连接、间隙连接或桥粒连接相连。主要分布于结缔组织、肌肉组织、肺、中枢神经系统中。连续毛细血管管壁的胞间隙很小，只许水及小的溶质分子及离子自由通过。

(2)有孔毛细血管 内皮细胞不含核的部分很薄，并有许多贯通细胞的小孔，孔径约为60～80nm。小孔外面往往由比细胞膜还薄的基膜封闭。主要分布在胃肠黏膜、肾小球及某些内分泌腺。管壁小孔对小分子及离子的通透性高于连续毛细血管，但对血浆蛋白的通透性仍然很小。

(3)血窦 相邻内皮细胞之间有较大间隙，内皮细胞有孔；其基膜有的连续(如某些内分泌腺的血窦)，有的不

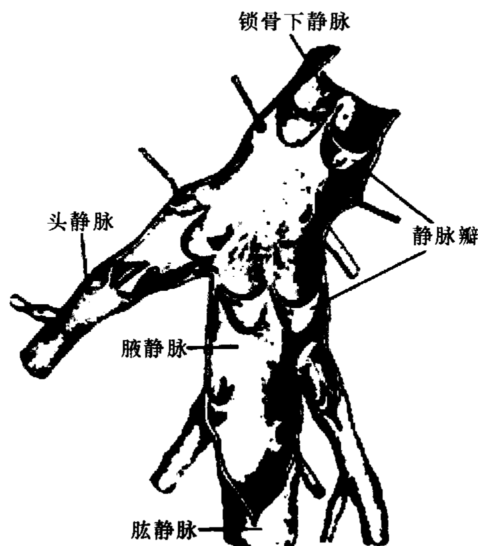


图10-41 静脉瓣

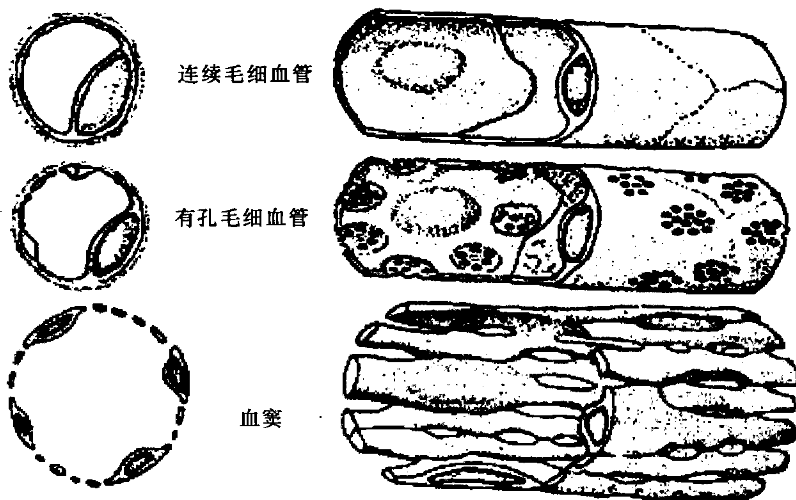


图10-42 三类毛细血管结构模式图

连续，甚至缺失(如肝窦)。血窦的管腔较大，直径约30～40μm。多分布在骨髓、脾、肝和某些内分泌腺。管壁胞间隙允许大分子甚至是血细胞通过。

(四)血管分布的主要规律

人体除角膜、毛发、指(趾)甲、牙质及上皮等处无血管外，血管遍及全身，并有明显的规律：

1. 身体左右对称的部分，血管分布也具有对称性，如左、右侧体的动脉等。

2. 动脉干一般在躯干、关节的屈侧或深部隐蔽处走行，并常和神经、静脉伴行。

3. 动脉从主干发出后常以最短的距离到达所分布的器官，管径粗细与器官行使的功能相适应。

4. 有的血管主干发出与其平行的侧支，与主干远侧的侧支或另一主干的侧支互相吻合，血管受阻区的血循环可通过这些吻合得到不同程度的恢复，在临床上有重要的意义。

二、心

（一）心的位置和外形（图 10-43）

心是中空的肌性器官，它斜位于胸腔纵隔内，居身体中线偏左，两侧为左右肺，下方是膈。心的前后略扁，似倒置的圆锥体，其大小如本人拳头一般大小。心的外形可分为心底、心尖、胸肋面和膈面。

（二）心的构造

心有四个腔。前下部为左、右心室，两者之间隔以室中隔。后上部为左、右心房，两者隔以房中隔。正常人的心其左右两半互不相通。

1. 右心房　前上部呈三角形的突出部分称右心耳（图 10-43、44）。右心房有三个入口，即上、下腔静脉口和冠状窦口。出口为右房室口。

2. 右心室　在右房室口的周缘附有三片瓣膜，呈三角形，称为三尖瓣（图 10-44）。三尖瓣膜的游离缘以多条结缔组织的腱索向下连于室壁上特别隆起的乳头肌上，防止右心室收缩时血液倒流回右心房中。

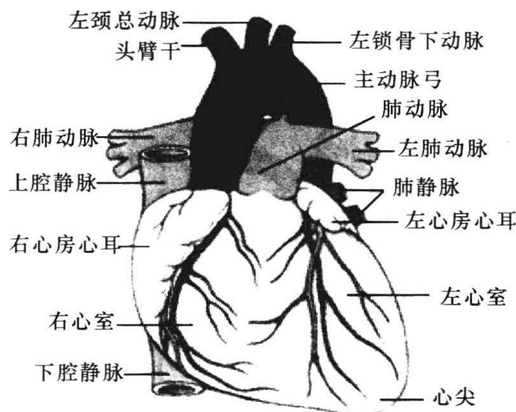


图 10-43　心脏的外形及血管

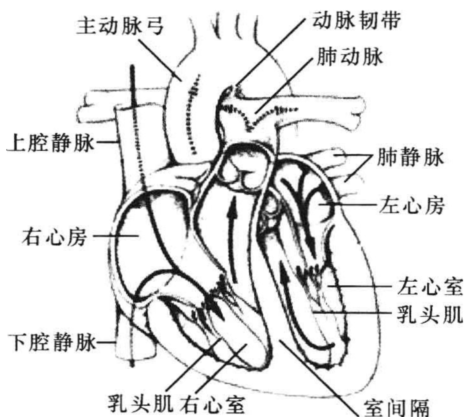


图 10-44　心脏的内部结构

右心室的出口是肺动脉口。接近肺动脉口的室腔呈圆锥状，称动脉圆锥。肺动脉口周缘有三个呈袋状的半月形瓣膜（与静脉瓣类似），称肺动脉瓣。肺动脉瓣在心室舒张时有防止血液倒流的作用。

3. 左心房　左心房向前突出的部分，称左心耳（图 10-43）。左心房的后部内壁光滑，左右两侧各有一对肺静脉口，是左、右肺静脉的入口。出口为左房室口。

4. 左心室　左心室壁特别厚，约为右心室的 3 倍。左房室口的周缘（图 10-44）有两个呈三角形的瓣膜，称二尖瓣，它的游离缘也附有腱索与左心室的乳头肌相连。

在左心室口的右侧有主动脉口，其周缘有三个半月形的瓣膜，称主动脉瓣，瓣膜与主动脉壁之间的腔称主动脉窦。

主动脉窦的左侧和右侧有左、右冠状动脉的开口。

（三）心壁的组织结构

心壁由三层膜组成，从内向外依次为心内膜、心肌膜和心外膜。

1. 心内膜　心内膜的临腔面是一层上皮组织的内皮，其他部分有结缔组织、少许平滑肌，还分布有小血管和神经。

2. 心肌膜　心肌膜主要由心肌构成。心室肌比心房肌厚，尤其是左心室壁最厚。心室肌纤维大致可分为内纵、中环和外斜三层。心肌纤维间有结缔组织和丰富的毛细血管。

在心房肌和心室肌之间，由致密结缔组织组成的、具有支持性结构的纤维环，是心肌纤维和心瓣膜的附着处。除心传导系（详见图 12-24）外，心房和心室的肌束是不连接的，分别附着于纤维环上，因此，心房和心室可以分别收缩。

3. 心外膜　心外膜实际是浆膜。由单层鳞状上皮及其下方的纤维结缔组织及少量脂肪组织组成。

4.心瓣膜 心瓣膜为心内膜突向心腔的薄膜，分房室瓣和动脉瓣。瓣膜表面被覆内皮，其内为致密结缔组织，与纤维环相连。它可以防止血倒流。

(四)心的血管

营养心壁的动脉是左、右冠状动脉，分别起于主动脉窦的左、右侧，其中左冠状动脉供血的范围更大。心壁的小静脉除部分直接开口于心腔外，大部分注入较大的静脉，最后均开口于冠状窦口，回到右心房。

(五)心 包

心包是包裹心及出入心大血管根部的锥形囊。它具有防止心脏过度扩张，支持心脏的作用。

(六)心和血管的内分泌功能

近年的研究表明，心肌细胞和血管内皮细胞能产生激素和生物活性物质，调节血管舒缩和血压的升降等生理活动。

三、淋巴系统

淋巴系统包括淋巴管系和淋巴器官。淋巴管系包括毛细淋巴管、淋巴管、淋巴干和淋巴导管。淋巴管系广泛存在于胃肠道、肝和皮肤中，而中枢神经系统几乎不含有任何淋巴组织。淋巴器官包括淋巴结、脾和扁桃体等，淋巴器官又是免疫系统的组成部分，具体见第十二章第四节中内容“免疫调节”。

(一)毛细淋巴管

毛细淋巴管是淋巴管道的起始段，以膨大的盲端起始于组织间隙。毛细淋巴管管壁仅由单层内皮细胞构成，内皮细胞间有 0.5μm 左右的间隙，并且内皮细胞的边缘像瓦片样互相覆盖，形成向管腔内开启的单向活动瓣膜。因而毛细淋巴管比毛细血管有更大的通透性，而且是单向开启的，一些不能进入毛细血管的大分子物质甚至颗粒，如蛋白质、细菌及癌细胞等较容易单方向进入毛细淋巴管。小肠绒毛内的毛细淋巴管(外无亲水性的基膜)还能吸收脂肪微粒，使淋巴呈乳白色，称中央乳糜管。毛细淋巴管除在某些无血管的组织，如上皮、角膜、牙釉质、晶状体、软骨等处及脑、脊髓、脾髓、骨髓、骨骼肌等部位缺少外，几乎遍布全身。

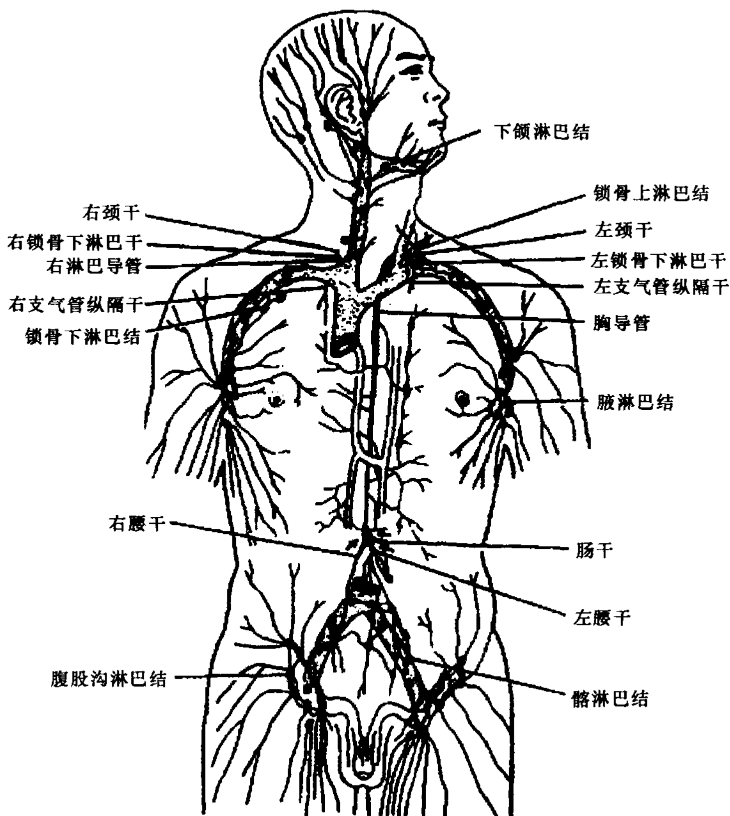


图 10-45 全身主要淋巴干及淋巴结群

(二)淋巴管

淋巴管由毛细淋巴管汇合而成，管径较小，其结构与小静脉相似，但壁薄，瓣膜较多，外观粗细不均匀，呈念珠状。在淋巴管沿途有淋巴结介入。经输入淋巴管入淋巴结，再经输出淋巴管导出。

(三)淋巴干和淋巴导管

全身各部淋巴管最后由各部淋巴结群的输出淋巴管，逐渐汇合成较大的淋巴干(图 10-45)。全身 9 条淋巴干汇合成两条淋巴导管，即胸导管和右淋巴导管，它们再分别注入左、右静脉角。淋巴导管是最大的淋

巴管，其管壁结构近似大静脉，但更薄，三层膜区分不清楚，瓣膜也较少。其中胸导管收集了左侧上半身及整个下半身的淋巴，约占全身的3/4。右淋巴导管收集了右侧上半身的淋巴，约占全身的1/4。

第六节　免疫系统

免疫功能的结构基础是免疫系统，它是由淋巴器官、其他器官内的淋巴组织、分布全身各处的免疫细胞和免疫分子（抗体和淋巴因子等）等组成的。广义的免疫系统还包括其他各种白细胞及肥大细胞、溶菌酶、皮肤角质层及黏膜等，区分为三道防线。免疫系统的核心成分是淋巴细胞；通过淋巴细胞在血液和淋巴内的不断循环，将身体各处的淋巴及淋巴器官连成一个密切相关的功能整体。可见，免疫系统执行着防御、自稳和监视三种功能。

一、免疫细胞

（一）淋巴细胞

淋巴细胞既可以以游离的细胞存在于血液和淋巴内，也可以通过血液和淋巴的循环，进入上皮和结缔组织，并可聚集在淋巴组织和淋巴器官中而成为它们的主要成分。无论何处的淋巴细胞，它们都不是单一的品系，而是不同功能类型（如T细胞、B细胞、K细胞等）和不同分化阶段淋巴细胞的混合体。淋巴细胞使免疫系统具备识别和记忆能力，以及特异性免疫功能。

根据淋巴细胞的发生部位、细胞表面标志、形态结构和功能，一般分为三类：T细胞、B细胞和大颗粒淋巴细胞。

1. T细胞和B细胞　T细胞就是胸腺依赖淋巴细胞，B细胞就是骨髓依赖淋巴细胞，这两种细胞是参与特异性免疫的重要细胞，详见第十二章第四节“免疫调节”。

2. 大颗粒淋巴细胞　大颗粒淋巴细胞（LGL）常较T、B细胞大，在脾内和腹膜渗出液中较多，淋巴结和骨髓内较少，胸腺内没有。其来源不明，寿命数周，细胞表面无特异性抗原受体。LGL可分为两种：K细胞和NK细胞。

（1）K细胞　K细胞即为杀伤淋巴细胞，本身无特异性，但其细胞膜表面有抗体IgG和Fc受体，能借抗体与靶细胞接触（图10-46），进而杀死靶细胞（主要是寄生虫或肿瘤细胞等）。因此K细胞又称抗体依赖细胞毒细胞（ADCC）。

（2）NK细胞　NK细胞即为天然杀伤淋巴细胞。它不需抗原的刺激，也不依赖抗体的作用，即具有天然杀伤肿瘤细胞或防止病毒感染细胞的能力，在防止肿瘤发生方面起重要作用。

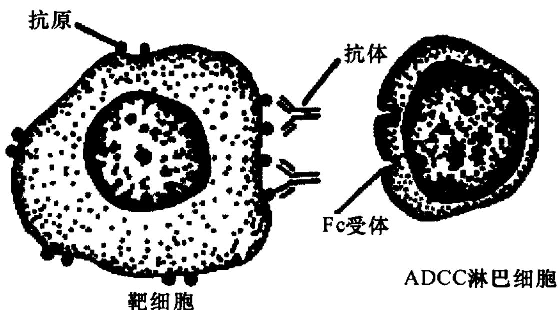


图10-46　ADCC淋巴细胞作用机制示意图

（二）单核吞噬细胞系统

单核吞噬细胞系统又称单核巨噬细胞系统，是高等动物体内具有强烈吞噬能力的巨噬细胞，及其前身细胞所组成的一个细胞系统，是机体防御结构的重要组成部分。

单核吞噬细胞系统的细胞，有骨髓中的各种单核细胞和多种器官中的巨噬细胞。它们的特点是均来源于血中的单核细胞，细胞膜表面具有抗体和补体的受体，有活跃的吞噬作用等。

单核吞噬细胞系统的功能，除吞噬、清除异物和衰老伤亡的细胞外，巨噬细胞在特异性免疫应答中还具有重要作用，并且还具有分泌多种生物活性物质（如溶菌酶、补体、肿瘤生长抑制因子）等功能（详见第十二章第四节内容“免疫调节”）。

（三）其他抗原呈递细胞

其他抗原呈递细胞是免疫应答起始阶段的重要辅助细胞，有多种类型，但以巨噬细胞为主，分布于淋巴

小结、脾和胸腺中。它们的共同特点是：细胞有许多细长分支的胞质突起，伸展于淋巴细胞之间，具有捕获或转递抗原或长期保留抗原的作用（详见第十二章第四节内容“免疫调节”）。

二、淋巴组织

淋巴组织是一种特殊的结缔组织。当网状组织和某些部位（如消化管和呼吸道的黏膜和黏膜下层）的结缔组织内，含有大量淋巴细胞以及一些浆细胞、巨噬细胞和树突细胞等时，统称为淋巴组织。

1. 弥散淋巴组织　弥散淋巴组织是以网状细胞和网状纤维连接成多孔的支架，网孔中充满了淋巴细胞、浆细胞和巨噬细胞等，形成了一片以淋巴细胞（主要是 T 细胞）为主体的组织，与周围结缔组织无明显的分界。抗原刺激可使弥散淋巴组织增大增多，并出现淋巴小结。

2. 淋巴小结　淋巴小结存在于淋巴结和脾中。淋巴小结是主要由大量 B 细胞和少量 T 细胞、巨噬细胞、树突细胞等构成的、边界清楚的、圆形或椭圆形的小体。小结中央着色较淡，细胞分裂多，称生发中心。无生发中心的淋巴小结较小，称为初级淋巴小结；有生发中心的称为次级淋巴小结。淋巴小结受抗原刺激时可增大增多，无抗原刺激时可减少或消失，是体液免疫的重要指标。

三、淋巴器官

淋巴器官，是以淋巴组织为主构成的器官，外包结缔组织被膜，实质为不同分布形式的淋巴组织。根据淋巴器官的发生和功能的不同，可分为两类：①中枢淋巴器官，也称初级淋巴器官，如胸腺、骨髓，它们能产生具有不同功能和不同特异性的处女型淋巴干细胞，并输送到周围淋巴器官和淋巴组织中。②周围淋巴器官，又称次级淋巴器官，如淋巴结、脾、扁桃体和阑尾等；它们依赖中枢淋巴器官供给淋巴细胞和抗体，是接受抗原刺激并产生免疫应答的重要场所；无抗原刺激时体积较小，抗原刺激后体积增大，结构发生变化，抗原被清除后又逐渐恢复原状。

（一）胸　腺

胸腺位于胸骨后（图 10-47）。

1. 胸腺发育与年龄的关系　胸腺的形状和大小有明显的年龄变化。新生儿的胸腺重约 10～15 克，是一生中相对重量最大的时期。随着年龄增长，胸腺继续发育，至青春期达 30～40 克，是绝对重量的高峰期。此后，胸腺逐渐退化萎缩，被脂肪组织替代，至老年仅重 15 克，但一经刺激仍能产生大量的 T 细胞。

2. 胸腺的功能　①分泌多种胸腺激素，具有促进胸腺细胞分化的作用。②胸腺是培育形成各类 T 细胞并向周围淋巴器官和淋巴组织输送 T 细胞的器官。

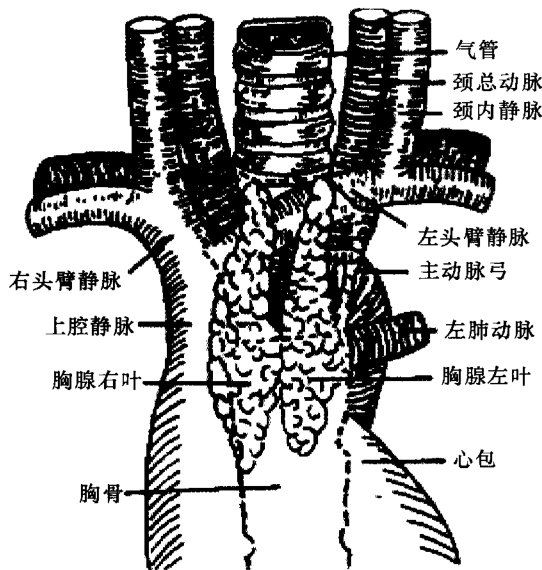


图 10-47　胸腺位置与外形（前面）

（二）淋巴结

淋巴结是哺乳动物特有的周围淋巴器官。

1. 淋巴结的形状　人体约有 400 多个淋巴结，呈豆状（图 10-48）；一侧隆凸，有几条输入淋巴管能通入结内；另一侧凹陷，称淋巴结门；大小不一，直径约 1～25mm，质软，灰红色。

2. 淋巴结的分布　淋巴结多成群分布于肠系膜、肺门、颈部、腹股沟和腋窝等淋巴回流的通路上，是滤过淋巴和产生免疫应答的重要器官。

3. 淋巴结的功能

(1)滤过淋巴　淋巴结由于存在大量的巨噬细胞，因而是淋巴回流中的重要滤器。病原体等抗原侵入皮下或结缔组织后，很容易进入毛细淋巴管，然后随淋巴回流进入淋巴结内。淋巴结内的巨噬细胞可及时清除病原体等抗原物质。因此，经淋巴结过滤后的淋巴，其中的细菌几乎全部被消灭，其清除率可达 99%；但对病毒和癌细胞的清除能力较差。所以清除率与病原体的性质以及机体的免疫状态有关。

（2）进行免疫　淋巴结由于大量B细胞和少量T细胞、巨噬细胞等的存在，因而是执行特异性免疫功能的主要场所。人体各处的淋巴结群分别接受身体一定区域或一定器官的淋巴回流。某处淋巴结群肿大，往往是由于它所属的区域或器官出现了病变，如炎症。

（三）脾

脾是最大的周围淋巴器官，但它不是位于淋巴回流的通路上，而是位于血液循环的通路上，有滤血和产生免疫应答等重要功能。

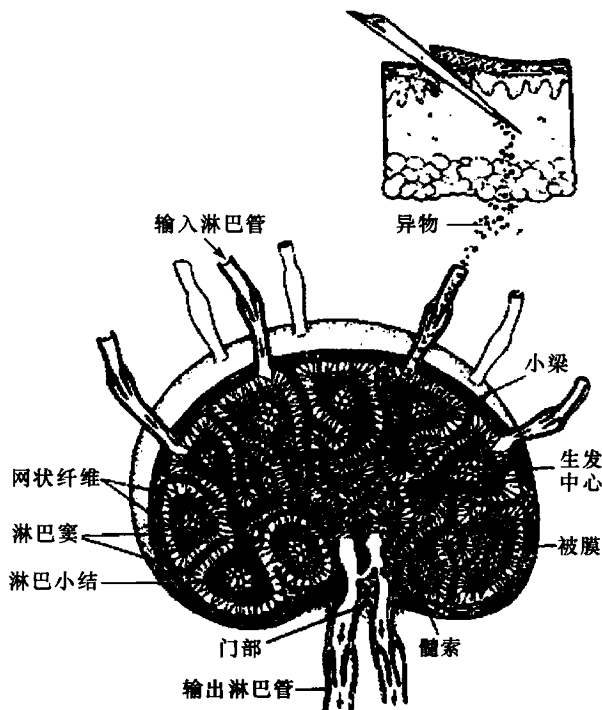


图 10-48　淋巴结

1. 淋巴输入管　2. 淋巴输出管

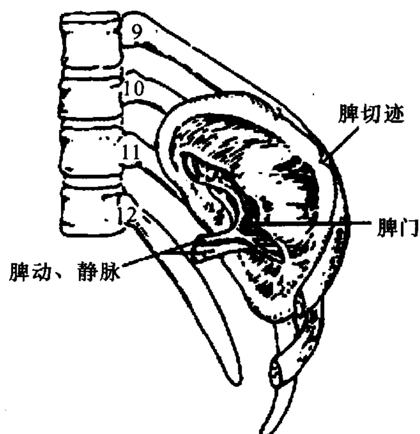


图 10-49　脾的外形（脏面）

1. 脾的位置和形态　脾略呈椭圆形，位于左季肋区内侧（图 10-49），手触摸不到，当脾肿大时则易摸到。成人脾重约 100～200 克。

2. 脾的功能

（1）过滤血液　脾是位于血液循环通路上的重要滤器。它含有大量的巨噬细胞，可清除血中的异物、抗原及衰老的血细胞。当脾肿大或功能亢进时，红细胞破坏过多，可导致贫血。

（2）特异性免疫　侵入血内的抗原物质，可在脾内通过T细胞和B细胞发生特异性免疫反应。

（3）造血　胚胎早期，脾能产生各种血细胞，出生后主要产生淋巴细胞。当免疫应答时可大量增殖淋巴细胞。在某些病理状态下（如严重造血障碍等），脾可恢复造血功能，产生各种血细胞。

（4）其他　人脾可贮血约 40mL，当机体需要时，可将所贮的血驱入血流。

（四）扁桃体

1. 扁桃体的分布　咽部黏膜内含丰富的淋巴组织，除分散的淋巴组织外，有些部位的淋巴组织聚集形成轮廓清楚、大小不等的隆起，称扁桃体。它们是机体经常接触抗原引起免疫应答的周围淋巴器官，它们在咽部大致分布成环，组成人体的一道屏障。在儿童时期最发达，近青春期开始萎缩。

2. 扁桃体的功能　由于扁桃体含有许多T细胞、B细胞和少量巨噬细胞等，因此能抵御细菌、病毒及异性蛋白的侵入。扁桃体的功能不仅在于局部的免疫作用，而且还可能在于它与全身其他淋巴器官的联系。

扁桃体易与各种抗原接触，从而使机体对各种抗原的入侵做好必要的准备。如果入侵细菌的毒性强或机体的免疫功能弱时，可使扁桃体发生炎症。

第七节　消化系统

内脏是指在体腔内，借管道直接或间接与外界相通的器官的总称。一般包括消化、呼吸、泌尿和生殖四个系统。在个体发育中，呼吸系统是在消化系统的基础上发生的，喉、气管、支气管和肺是由咽腹侧内胚层向外突出而成的。泌尿和生殖系统在形态和发生上关系更为密切，通常合称泌尿生殖系统。内脏器官的形态各异，一般根据它们的形态和结构分为中空性器官和实质性器官两大类。

1. 中空性器官　中空性器官，如消化管、呼吸道、尿道和生殖道，都呈管状或囊状，内部均有空腔，其管壁或囊壁通常分为三层或四层。如消化管的管壁，由内向外依次分为：黏膜、黏膜下层、肌层和外膜。

(1)黏膜　黏膜往往向管腔方向突出，形成环行或纵行的皱襞。黏膜表面一层均由上皮细胞构成；黏膜内有腺体，可分泌消化液和黏液等物质，消化食物，或润滑和保护管壁。

(2)黏膜下层　为疏松结缔组织组成，可使黏膜有一定移动性。其内含有丰富的血管、淋巴管、淋巴细胞、神经和黏膜下腺体等。

(3)肌层　在中空性内脏器官中主要是平滑肌，骨骼肌较少。肌层一般排列成两层，内层为环行，外层为纵行。肌层的收缩与舒张，可使管腔壁产生多种运动。

(4)外膜　为薄层结缔组织，若在薄层结缔组织表面覆盖有一层间皮，则称浆膜。浆膜表面光滑，可以减少器官间相对运动时的摩擦。

2. 实质性器官　实质性器官大多由腺体构成，其表面通常包以结缔组织被膜或浆膜，如肝、胰、肾及生殖腺等。结缔组织被膜伸入器官实质内，将器官的实质分隔成若干个小单位，称小叶，如肝小叶。每个器官的血管、淋巴管、神经和导管出入之处常为一凹陷，称为门，如肾门、肝门、肺门等。

一、消化系统概述

(一)消化系统的组成

消化系统由消化道和消化腺组成。

1. 消化管　消化道依次分为口腔、咽、食管、胃、小肠和大肠。其中小肠又分为十二指肠、空肠和回肠，大肠又分为盲肠、阑尾结肠和直肠等。

2. 消化腺

(1)消化腺的类型　消化腺可分为大消化腺和小消化腺两类：①小消化腺位于消化管黏膜层或黏膜下层内，如唇腺、舌腺、颊腺、腭腺、食管腺、胃腺和肠腺等；②大消化腺位于消化管壁以外，如大唾液腺、胰腺和肝等，以大导管开口于消化腔。

(2)消化腺的作用　消化腺连以导管，并开口于消化管腔，其分泌物都通过导管进入消化管中，参与化学性消化或起润滑作用，有的分泌物还具有杀菌物质。

(3)消化腺的发生　消化腺的上皮细胞都是在胚胎时期由原始消化管的上皮细胞分裂、分化而形成的。

(二)消化系统的功能

消化系统的功能主要表现为：①消化食物，吸收营养，排遗(即排出经消化和吸收后的食物残渣)；②消化管壁内的黏膜和壁内的淋巴组织共同构成了机体防御系统的第一道防线；③消化管壁内存在的多种类型的内分泌细胞分泌的多种激素具有极为广泛和重要的作用。

(三)消化管壁的一般组织结构

除口腔以外的消化管壁均可分为四层，由内向外依次分为：黏膜、黏膜下层、肌层和外膜(图 10-50)。

1. 黏膜　黏膜一般由上皮、固有层和黏膜肌层组成。

(1)上皮　消化管各段的功能不同，上皮类型也不相同。口腔、食管和肛门的上皮为复层扁平上皮，耐摩擦，有保护作用；胃、小肠和大肠的上皮为单层柱状上皮，有利于消化和吸收。有的上皮下陷形成管壁内

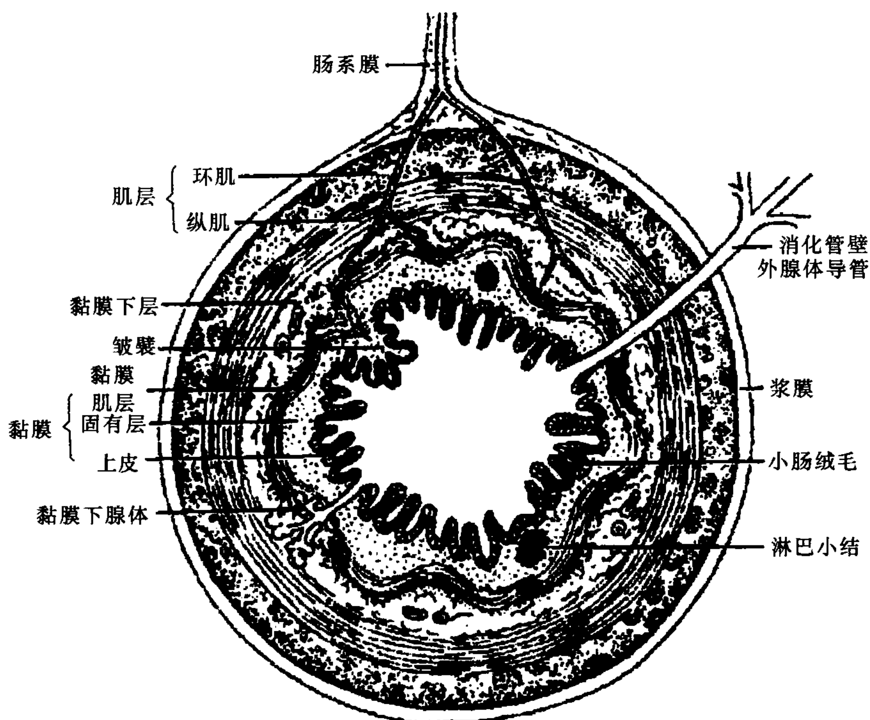


图 10-50 消化道壁组织结构

的小消化腺,分泌黏液或消化酶。除上皮细胞外,上皮内还存在大量的淋巴细胞和内分泌细胞,与黏膜免疫和消化过程的体液调节有关。

(2)固有层 由结缔组织组成,并有小消化腺、血管、淋巴管、神经和少量分散的平滑肌细胞。

(3)黏膜肌层 为一薄层平滑肌。黏膜肌层收缩时,可改变黏膜的形态,有利于营养物质的吸收、腺体的分泌和血的循环。

2.黏膜下层 由疏松结缔组织组成。主要功能是联系黏膜与肌层。

3.肌层 除口腔、咽、食管上段和肛门外括约肌为骨骼肌外,其余部分均为平滑肌。这里的平滑肌离体后放入适宜的环境中仍能进行节律性收缩,但不如心脏那样有规律。肌肉收缩和舒张可促使消化液与食物充分混合成食糜,并不断推进食糜以利于消化和吸收。

4.外膜 由薄层结缔组织构成的称为纤维膜,分布于食管和大肠末段,外表面与周围组织之间无明显界限,主要起连接作用。胃、肠的外膜属于浆膜。

二、消化管

(一)口 腔

人的口腔具有吸吮、咀嚼、泌涎、味觉及发音等复杂功能。口腔前壁为上唇和下唇,侧壁为颊,顶壁为腭,底部由肌肉和黏膜组成。口腔内具有舌和牙,除牙冠外,口腔各壁都有黏膜覆盖,如图 10-51。

1.唇和颊 唇和颊主要由黏膜、肌肉和皮肤构成。上唇外面的正中有一垂直浅沟,称人中,为人类所特有,急救时常在此处进行针刺。唇和颊在咀嚼和发音方面均有重要作用。

2.腭 腭构成口腔的顶壁,前 2/3 为硬腭,以骨作基础;后 1/3 为软腭。硬腭有分隔口腔和鼻腔的作用,表面覆盖黏膜并与骨膜相愈合。软腭是由硬腭向后延伸的柔软部分,后方向下称腭帆。腭帆的游离缘中央有一向下的突起,称腭垂,俗称小舌头、悬雍垂。

3.舌 舌可分为舌尖、舌体与舌根三部分,舌根附着于舌骨。舌的上、下面均被有黏膜;黏膜内部主要是骨骼肌,称为舌肌。黏膜上分布有许多的舌乳头,其中的味蕾是味觉感受器。

4.牙 牙长在上、下颌内的牙槽里。

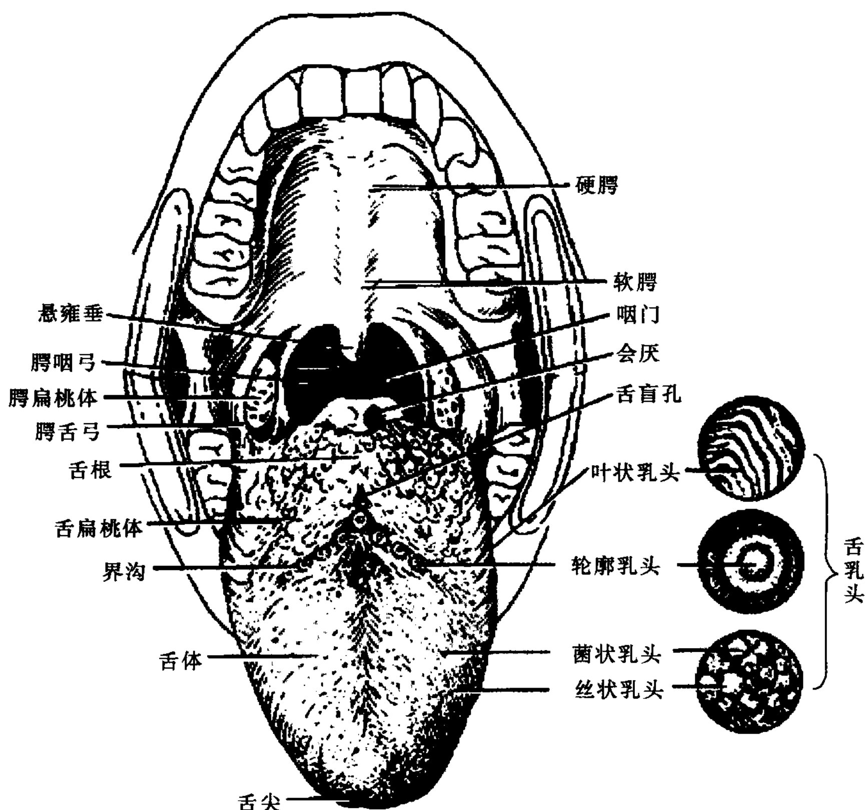


图 10-51　口腔

(1)牙的类型　如图 10-52，根据牙的形态和功能可把牙划分为切牙(切齿)、尖牙(犬齿)、前磨牙(前臼齿)和磨牙(臼齿)，分别有切割、撕裂、磨碎食物的作用，还能协助发音。人的犬齿不发达。

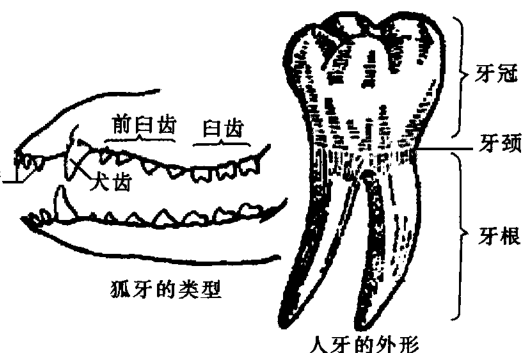


图 10-52　牙的类型和外形

(2)牙的数目　人的一生有两副牙：一副为乳牙，共 20 个。一副为恒牙，共 32 个，自 6 岁起乳牙渐次为恒牙更换，至 12 岁前后除第 3 磨牙外，恒牙全部萌出。第 3 磨牙一般在 20 岁以后萌出，又称智齿。智齿也可终身不出，因此人的恒牙为 28～32 个均为正常。

不同的牙按一定的规律排列成上、下两列，各种牙的数目和情况可用以下牙式表示：

$$恒牙牙式：\frac{3\ 2\ 1\ 2\ 2\ 1\ 2\ 3}{3\ 2\ 1\ 2\ 2\ 1\ 2\ 3}\qquad 乳牙牙式：\frac{2\ 0\ 1\ 2\ 2\ 1\ 0\ 2}{2\ 0\ 1\ 2\ 2\ 1\ 0\ 2}$$

或表示为：

$$恒牙牙式：\frac{中\ 2\ 1\ 2\ 3\ 右}{2\ 1\ 2\ 3}\qquad 乳牙牙式：\frac{中\ 2\ 1\ 0\ 2\ 右}{2\ 1\ 0\ 2}$$

上一上牙式表示一副牙的排列，横线上、下分别表示上、下牙列，由左向右的数字表示各型牙的数目：恒牙为磨牙 3 个、前磨牙 2 个、尖牙 1 个、切牙 2 个、切牙 2 个、尖牙 1 个、前磨牙 2 个、磨牙 3 个。下一牙式表示右侧的半副牙组成。

(3)牙的构造　牙为人体中最坚硬的器官。从外形上看，每个牙分为三部分(图 10-52)：长在牙槽里的

叫牙根，露在外面的部分叫牙冠，牙根与牙冠之间为牙颈。从组成结构上看，构成牙的主要物质是牙本质(图 10-53)；在牙冠和牙根部分，牙本质的外表面分别是釉质和牙骨质。釉质呈乳白色，是全身最坚硬的部位，极坚硬，损坏后不能再生。牙中央的空腔为牙髓腔，其中充满结缔组织、血管和神经，称为牙髓。牙髓有营养牙和形成牙质的作用。人患龋齿，损伤到牙髓时，病菌容易侵入而发炎，使人感到剧烈的疼痛。牙根末端有一牙尖孔，是神经和血管进出牙的孔道。

(4)牙周组织　牙根之外依次是牙周膜、牙槽骨和牙龈，总称为牙周组织。牙龈是口腔黏膜的一部分；牙周膜是致密结缔组织，位于牙根和牙槽骨之间。老年人的牙龈和牙周膜萎缩，牙根外露、牙齿松动，甚至脱落。牙周组织有固定牙和缓冲咀嚼力的作用。

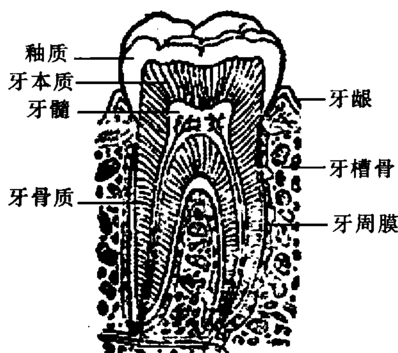


图 10-53　牙齿的结构

(二)咽

咽是漏斗形肌性管道，位于颈椎前方(图 10-54)。咽的前方自上而下与鼻腔、口腔和喉腔相通，据此，咽可分为鼻咽、口咽和喉咽三部。由于腭的形成，使口腔和鼻腔完全隔开，但在咽部仍有部分腔道是消化、呼吸管道的交叉通道。

在鼻咽外侧壁上，左、右各有一个咽鼓管的咽口，咽通过咽鼓管通向中耳鼓室。小儿的咽鼓管宽而短，在上呼吸道感染时，易引起中耳炎。

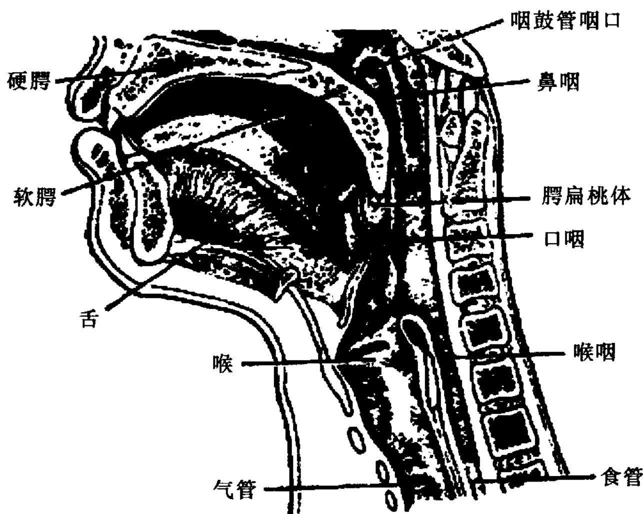


图 10-54　头部正中矢面切图

(三)食　管

食管是肌性管道，上与咽相续，下以膈的食管裂孔与胃的贲门相接。在食管与贲门交界处，黏膜上皮由复层扁平上皮变成单层柱状上皮；食管上段的肌层与咽壁一样为骨骼肌，中段为骨骼肌和平滑肌混合组成，下段是平滑肌。食管壁肌肉由上而下的顺序收缩，即蠕动，能将由口腔咽下的食物逐渐推进入胃。

(四)胃

1. 胃的位置和形态　胃位于左上腹部，是消化道最膨大部分，呈囊状。胃的上口叫贲门，接食管；下口叫幽门，接十二指肠。胃中部叫胃体(图 10-55)。活体胃的腔面平滑而柔软，呈微红色。胃在空虚时，内表面形成许多皱襞；当胃充盈时，皱襞减少甚至展平。

2. 胃的组织结构特点　胃的主要特点是黏膜具有分泌功能的上皮及三类胃腺体(贲门腺、胃底腺和幽门腺)。黏膜上皮处于不断生长、移行与脱落的动态过程，大多数黏膜损伤均能修复。胃底腺的颈部黏液细胞、主细胞、壁细胞和内分泌细胞分别分泌黏液、胃蛋白酶原、盐酸和胃泌素等。黏膜上皮、黏液细胞、贲门腺和幽门腺都能分泌黏液，黏液的主要成分为黏蛋白，还有糖蛋白和黏多糖等。

与消化道的其他部位相比，胃的黏膜和肌层是最厚的。肌层的收缩使胃内食糜与胃液充分混合，促进消化作用的进行。

3. 胃的功能　暂时贮存食物，初步消化食物，吸收一部分水、无机盐和酒精，并把经过初步消化的食糜分批送入小肠。此外，胃黏膜还有一定的内分泌功能。

(五)小　肠

小肠是消化管中最长的部分，人的小肠全长约 5～7m，分为十二指肠、空肠和回肠。十二指肠是小肠的

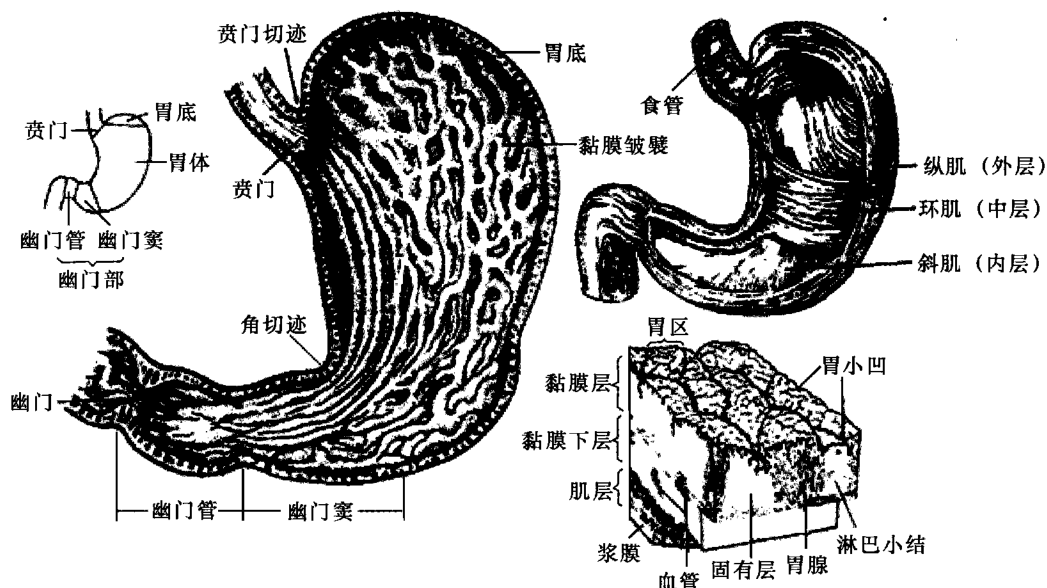


图 10-55　胃的构造（胃的形态、分部、肌层和膜）

起段，长度相当于 12 个手指的指幅，因此得名。十二指肠是胰管和总胆管共同开口的地方。

1. 小肠的组织结构特点　小肠各部肠壁结构大致相同，腔面有许多半环状皱襞和小肠绒毛（图 10-56）。

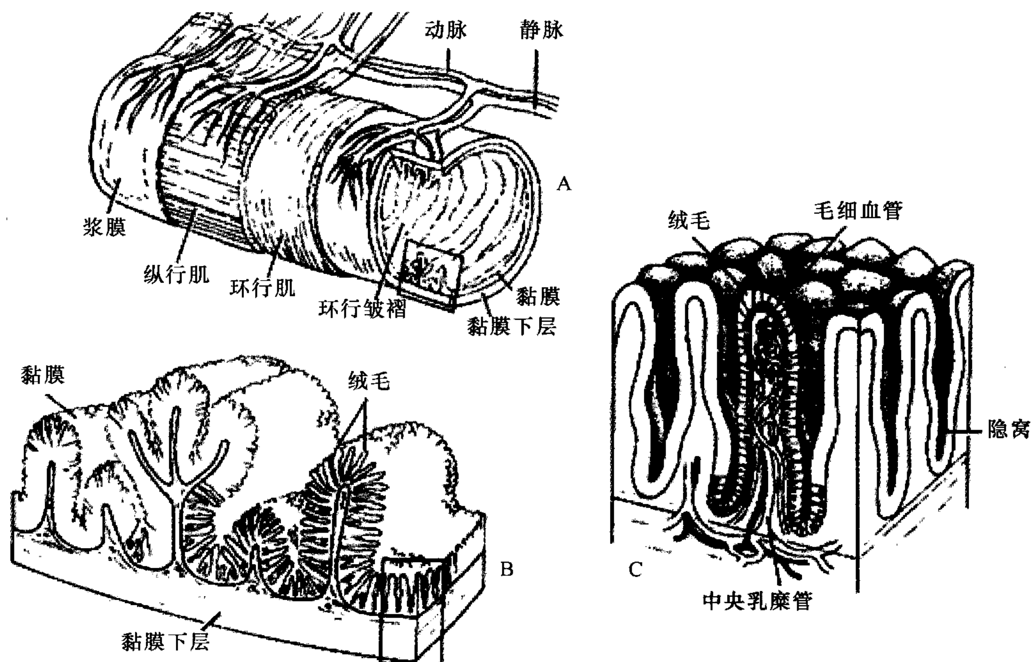


图 10-56　小肠的解剖构造

A. 小肠的一段　B. 小肠黏膜皱襞　C. 黏膜上的指状绒毛覆盖在小肠的皱襞上

（1）环状襞　环状襞由黏膜和黏膜下层向肠腔突出形成，是固定的构造，不因肠腔扩张而消失，这与食管和胃的皱襞不同。

（2）小肠绒毛　在环状襞表面又有许多细小突起，称小肠绒毛。小肠绒毛是由黏膜的上皮和固有层向肠腔突出形成的，长约 0.5～1.5mm。其中，上皮构成绒毛的外表面，固有层组成小肠绒毛的轴心，分布有

丰富的毛细血管网、中央乳糜管等。

(3)微绒毛 肠黏膜上皮的细胞主要有吸收细胞、杯形细胞和少量内分泌细胞。吸收细胞数量居多，约占 90%，其游离面有许多密集的微绒毛(图 10-57)。这样，环状襞和小肠绒毛以及吸收细胞的微绒毛使小肠内表面积扩大到 200～400m²，有利于小肠进行消化和吸收。

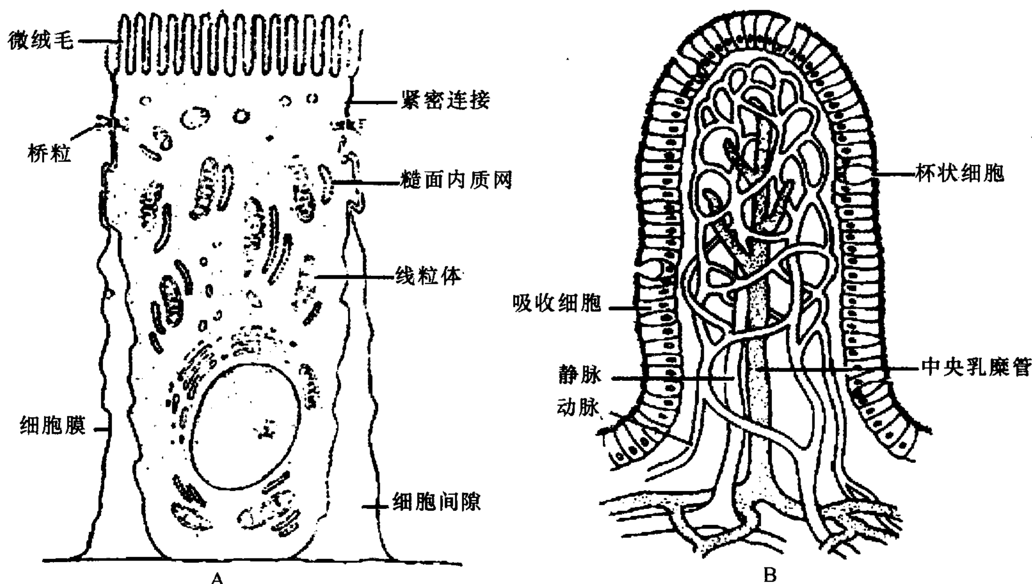


图 10-57 哺乳动物小肠表面

A. 绒毛上皮的吸收细胞 B. 绒毛的结构

(4)肠腺 肠腺是由小肠上皮凹陷在固有层中形成的单管腺，有 5 种类型的细胞，有的细胞能分泌多种消化酶，有的能分泌肽酶和溶菌酶，还有的能分泌肽类激素。

2. 小肠的功能 小肠是消化道中消化食物和吸收营养的主要场所。

(六)大 肠

大肠在右髂窝处连接回肠末端。大肠的起始部是盲肠，末端终于肛门，全长约 1.5m。大肠可分为盲肠、阑尾、结肠和直肠(图 10-58)。盲肠在腹腔的右下部。盲肠上连着一条细小的盲管，叫阑尾，又叫蚓突。如果肠内的食物残渣、肠寄生虫或其他东西进入阑尾，阻塞管腔，在病菌等的作用下，可能引起阑尾炎。

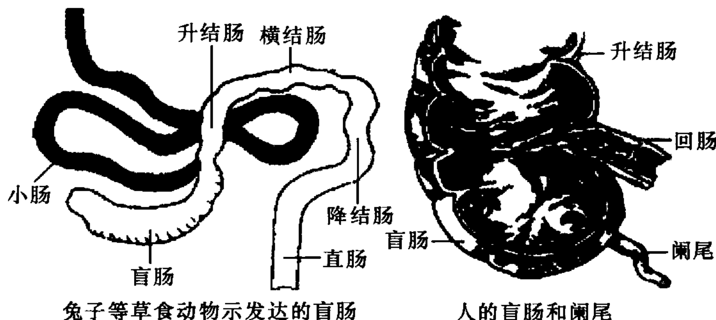


图 10-58 哺乳类的盲肠

大肠的主要功能是吸收水分、无机盐和部分维生素，并把食物残渣形成粪便经肛门排出体外。此外，大肠内的大肠杆菌能利用较简单的物质合成一些维生素，这是人体维生素的主要来源。

三、消化腺

（一）唾液腺

1. 唾液腺的类型及其作用　唾液腺有大小两类，小的如舌腺、唇腺、颊腺和腭腺等；大的有腮腺、下颌下腺和舌下腺三对（图10-59）。它们都位于口腔周围，并有导管开口于口腔。唾液腺分泌唾液：①主要有湿润口腔黏膜和食物的作用，便于吞咽；②含有的唾液淀粉酶，能催化淀粉水解；③含有的溶菌酶和分泌型免疫球蛋白A(SigA)，具防御作用。

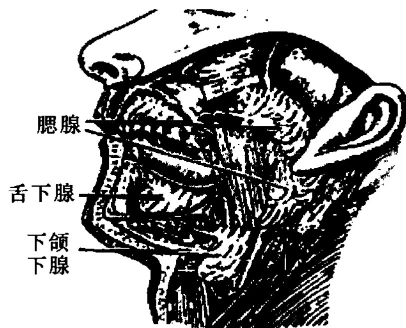


图 10-59　三对大唾液腺的位置

2. 大唾液腺的组织结构　大唾液腺均为复管状腺；腺体表面被有结缔组织的被膜，被膜深入腺实质，将腺体分成若干腺小叶；导管与血管、淋巴管、神经等走行于腺小叶间的结缔组织内。腺组织可分为腺泡和导管两部分。腺泡是腺的分泌部，由单层上皮细胞，即腺细胞组成。

（二）肝

1. 肝的位置和形态　肝是人体中最大的消化腺，成人肝重约1500g。肝的大部分位于右腹上区和腹上区，小部分在左腹上区。肝的上面隆起贴于膈，故称膈面，肝的膈面分为左、右两叶，左小右大。肝的下面凹陷成“H”型的沟，其横沟为肝门，有肝管、肝门静脉、肝动脉、淋巴管和神经出入。肝的表面大部分被有浆膜，浆膜深面有一层致密结缔组织膜包绕整个肝，称肝纤维囊。此囊沿血管、神经、肝管等进入肝内，将肝分隔成许多小叶，称肝小叶。如图10-60。

2. 肝的组织结构

(1)肝小叶　肝小叶是肝的结构和功能单位。成人肝约有50万～100万个肝小叶。每个肝小叶中央都贯穿一条静脉，称中央静脉，是肝静脉的属支（图10-60）。

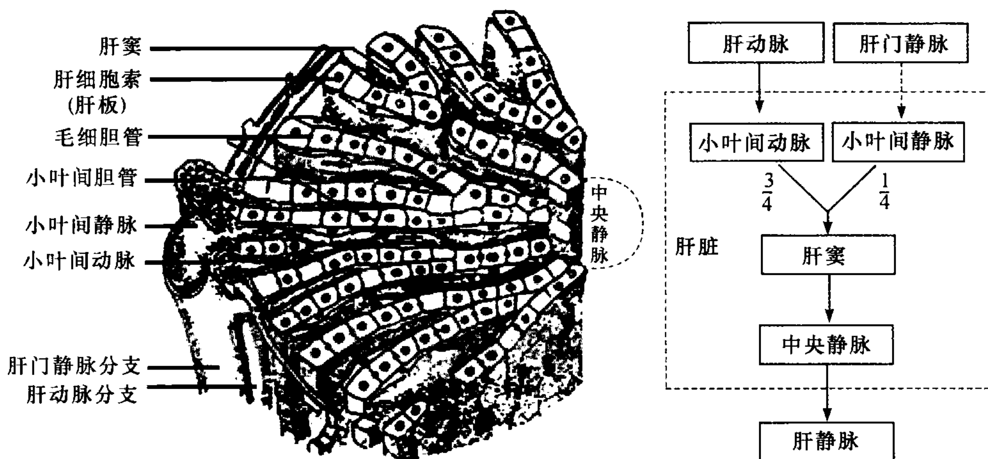


图 10-60　肝小叶模式图（左）及肝的血循环图解（右）

肝细胞是肝小叶的主要成分，属于腺细胞。肝细胞内含有丰富的内质网和高尔基体，粗面型内质网与蛋白质合成有关，滑面型内质网与肝糖原的合成及解毒作用有关。

肝窦腔内有肝巨噬细胞，在吞噬和清除胃肠进入肝门静脉的细菌、病毒和异物方面起着关键的作用。肝窦腔内还含有贮脂细胞，其中有脂滴和维生素A。

(2)肝门管　出入肝门的三个主要管道（肝门静脉、肝动脉和肝管）外包结缔组织，总称肝门管。

(3)肝的血循环　入肝的血管有肝门静脉和肝动脉。肝门静脉和肝动脉入肝后反复分支，其血液分别经过这些分支共同流入附近的肝窦，各肝窦中的混合血液再流入中央静脉。中央静脉再汇入相应的小叶下静脉，再经肝静脉出肝而注入下腔静脉。肝门静脉为肝提供营养物质，肝动脉为肝提供氧气。

(4)胆汁的排泄路径 由肝细胞分泌的胆汁进入胆小管,经小叶间胆管向肝门方向汇集,然后再依次汇入左、右肝管出肝,经肝总管、胆囊管贮存于胆囊。

3.肝的功能 肝的功能主要有分泌胆汁,三大物质合成、分解和转化,防御,解毒,造血,贮存和激素失活等作用。此外,肝也是十分重要的内分泌器官。

(三)胆囊和输胆管道

1.胆囊 胆囊呈梨形,胆囊壁有黏膜、肌层和浆膜三层,活体的胆囊由于贮存胆汁而显绿色。胆囊有贮存和浓缩胆汁的功能。

2.输胆管道 胆总管在十二指肠与胰管汇合,形成膨大的肝胰壶腹,共同开口于十二指肠。在肝胰壶腹的开口处有括约肌,平时收缩时,由肝分泌的胆汁经肝总管、胆囊管入胆囊贮存。进食后,由于食物及消化液的刺激,反射性地引起胆囊收缩和括约肌舒张,使胆汁排入十二指肠。

(四)胰

胰位于胃的后方,横位于腹后壁,重约65～70g。胰表面仅覆以薄层疏松结缔组织,结缔组织伸入腺实质内,将腺分隔为许多小叶。胰腺的实质由外分泌部和内分泌部组成。

外分泌部为复管状腺,包括腺泡和导管。腺泡为纯浆液腺泡,具有分泌胰液的作用。主要的导管称为胰管,与胆总管共同汇合后开口于十二指肠。内分泌部位于外分泌部的腺泡之间,由大、小不等的腺细胞团组成,称胰岛(详见第十二章第四节内容“体液调节”)。

四、腹膜和腹膜腔

在腹腔壁和盆腔壁的内表面、脏器外表面各覆盖有一层薄而光滑的浆膜,称为腹膜,能分泌浆液,对脏器有固定、保护、润滑等功能。腹膜分为脏层和壁层:覆盖于脏器表面的腹膜称脏腹膜;衬于腹壁、盆壁的腹膜称壁腹膜;两膜之间可以相互移行。两层之间的间隙,称腹膜腔。男性的腹膜腔是完全封闭的,女性的腹膜腔则借输卵管、子宫及阴道通于体外。腹膜从腹壁移行至脏器或自一脏器移行至另一脏器时,形成了网膜、系膜和韧带。

第八节 呼吸系统

呼吸系统的主要功能是进行呼吸,即吸入氧和呼出二氧化碳。呼吸系统由呼吸道和肺组成。呼吸道包括鼻、咽、喉、气管、支气管。肺包括肺内各级支气管、呼吸性细支气管、肺泡管、肺泡囊和肺泡(图10-61)。其中,呼吸道和肺内各级支气管组成了传导部,肺内其他结构构成了呼吸部。临床上,常将鼻、咽、喉称上呼吸道,气管和支气管称下呼吸道。呼吸系统具有气体交换的作用,还参与体内多种物质的合成和代谢过程。

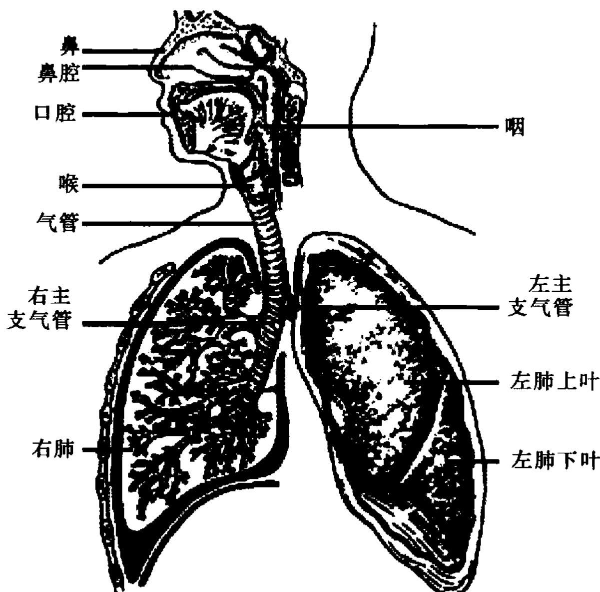


图10-61 呼吸系统模式图

一、鼻

鼻既是呼吸器官又是嗅觉器官,并且嗅觉才是鼻腔的原初功能。鼻以骨和软骨为支架,保证呼吸畅通。鼻腔近鼻孔处的内面被以皮肤,生有鼻毛,有过滤空气的作用;鼻腔深处的内表面为鼻黏膜,可分为嗅区和呼吸区。

嗅区位于鼻腔侧壁上部的黏膜,活体呈淡黄色。人类嗅黏膜的总面积约为$2cm^2$,但有个体

间的差异。狗和兔分别有 100 cm^2 和 90 cm^2。嗅黏膜由嗅上皮与固有层组成。光镜下，嗅上皮有嗅细胞、支持细胞及基细胞三种(图 10-62)。嗅细胞是双极神经元，能感受溶于黏液中的物质的刺激和传导冲动，是嗅觉传导的第一级神经元。

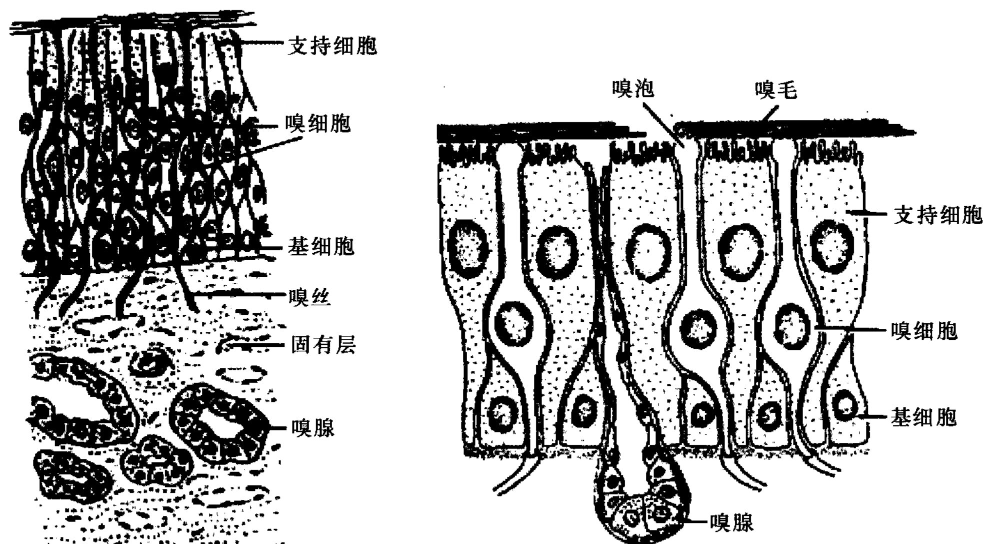


图 10-62　鼻嗅黏膜(左)和嗅黏膜上皮超微结构模式图(右)

呼吸区为嗅区以外的黏膜，富含血管，活体时呈微红色。黏膜固有层有许多黏液腺和混合腺，有温暖和湿润被吸入空气的作用。黏膜上皮为假复层纤毛柱状上皮(图 10-63)，纤毛定向摆动，使黏液移向咽部，冲刷黏膜表面，有清除细菌、灰尘的作用。总之，呼吸区对吸入的空气有温暖、湿润和清洁的作用。

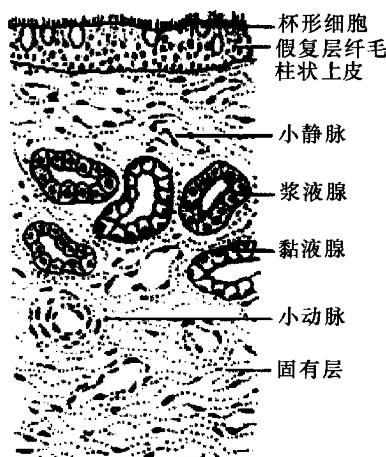


图 10-63　鼻呼吸部黏膜

二、咽和喉

呼吸系统的咽以下部分都是从咽的腹侧壁突出肺芽继而发育起来的。喉既是呼吸的通道，同时对呼吸道有括约作用，并且还是发音的器官。喉以软骨为支架，以关节、韧带和肌肉连接，内面衬以黏膜。

1. 喉的软骨及其连接　喉的软骨，不成对的有甲状软骨、环状软骨和会厌软骨；成对的主要有杓状软骨、小角软骨等。软骨之间借关节和韧带相连接(图 10-64)。

甲状软骨是喉软骨中最大的，左右两块四方形软骨板在前方互相愈合，连接处上端向前突出称为喉结。会厌软骨呈舌状，其前面对向舌根，后面对向喉腔。在吞咽运动时，咽与喉上提，会厌可掩盖喉口，以防止食物进入喉腔。

2. 喉肌　均为骨骼肌，它们的主要作用是使声带活动。

3. 喉腔　见图 10-65，喉腔的黏膜与咽腔的黏膜相延续。在喉腔侧壁的黏膜上有上、下两对矢状位的黏膜皱襞，上方的左右一对称前庭襞，两侧前庭间的裂隙称前庭裂。下方的左右一对称声襞，其两侧间的裂隙称声门裂或声门，当气流经过此处时，冲击声带并引起震动而发声。人类声音的声调同年龄、性别有关。自出生至青春期前，男女儿童的声调差别不大；青春期开始后，男性喉的发育很快，特别是喉的前后径加大，因而男性比女性的音调要低。

喉腔黏膜上皮在不同部位有所不同，声带及其以上部位为复层扁平上皮，其余部分大多为假复层纤毛柱状上皮。纤毛向口腔方向摆动，有助于喉腔内尘埃的清除。

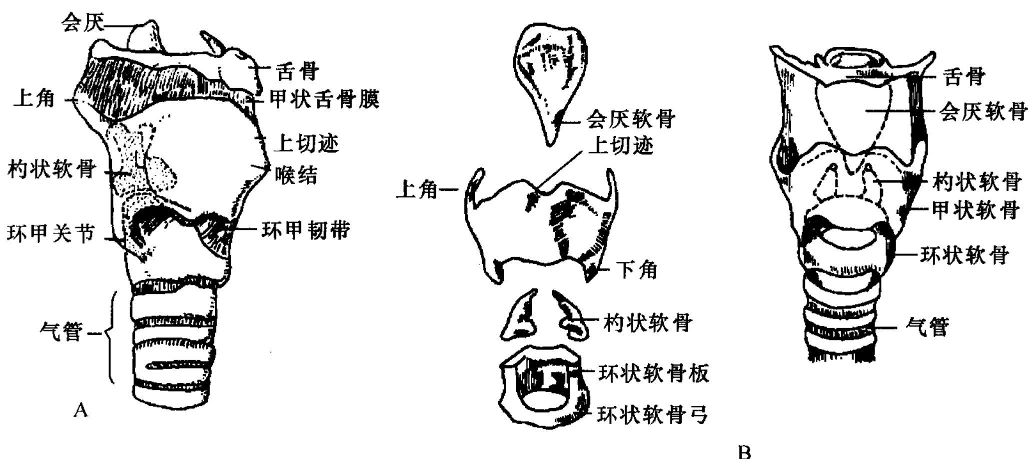


图 10-64　喉的软骨(A)以及喉软骨连接(B)

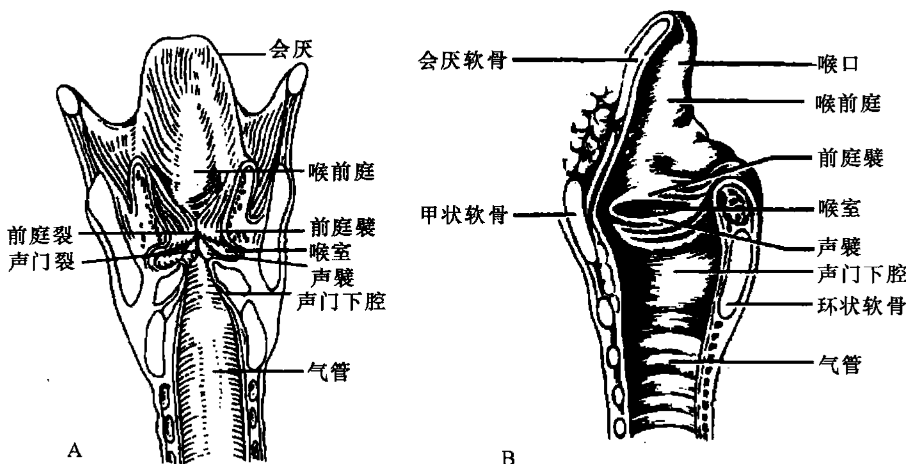


图 10-65　喉腔

A. 切开后壁(额状切)　B. 正中矢状切

三、气管和支气管

(一)气管和支气管的位置和形态

1.气管　气管为圆筒状管道,后壁略扁平。气管由 16～20 个"C"形气管软骨和连于其间的环状韧带所构成。软骨缺口向后与食管相邻。气管软骨具有支架作用,保证管腔气体的畅通。

2.支气管　支气管为气管叉至肺门的一段管道,左右各一。左主支气管细长,约 7～8 个气管软骨。右主支气管粗短,3～4 个气管软骨。左右主支气管经肺门入肺,入肺后反复分支,形成支气管树。

(二)气管和支气管的组织结构

管壁结构由内向外分为三层:黏膜层、黏膜下层和外膜。黏膜上皮均为假复层纤毛柱状上皮,其纤毛向咽的方向作有规律的波浪运动,将气管与支气管黏膜表面的薄层黏液与吸入的尘粒、细菌等推向咽部,并通过咳嗽咳出,这就是平常所说的痰。黏膜下层含有许多混合腺,称气管腺,其分泌物经导管排入气管腔,分泌物中含有溶菌酶;浆细胞与腺细胞共同形成分泌性 IgA(抗体),具有免疫和防御作用。

患有慢性支气管炎时,气管和支气管的上皮和纤毛可发生不同程度的脱落、萎缩,或逐渐变成复层扁平上皮。

四、肺

(一)肺的位置和形态

肺位于胸腔内,纵隔两侧,左、右各一,一般呈半圆锥形(图 10-66)。肺表面被有浆膜(即脏胸膜),光滑、湿润。肺柔软而具有弹性,内含空气,呈海绵状。左肺由斜行的斜裂分为上、下二叶。右肺分为上、中、下三叶。左、右主支气管在肺门处首次分出肺叶支气管,右侧为三支,左侧为两支,并分别进入不同的 5 个肺叶中。各肺叶支气管入肺后反复分支,越分越细,呈树枝状,称支气管树。

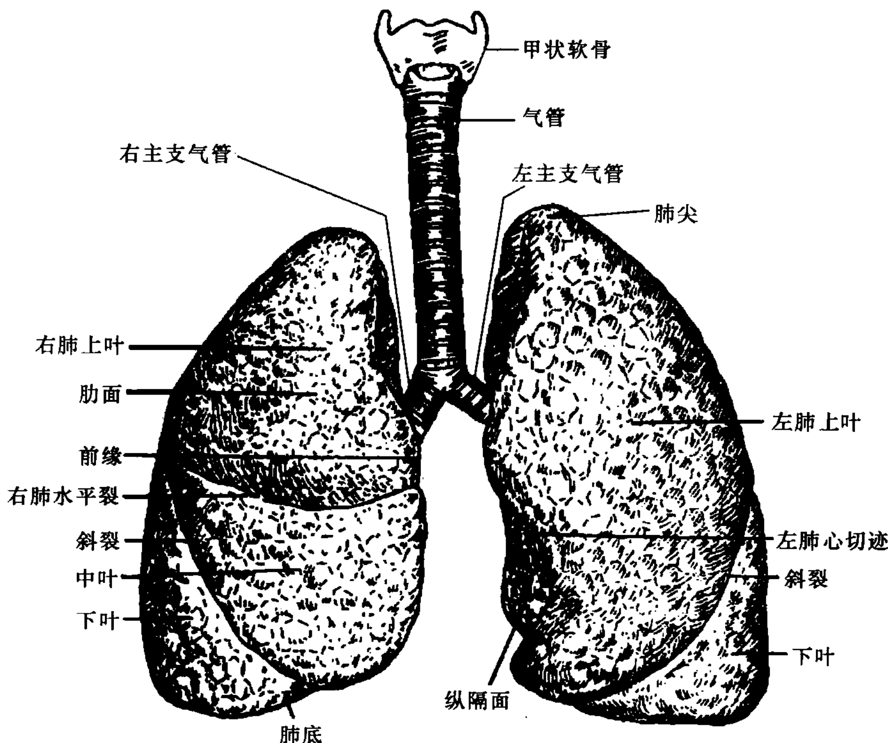


图 10-66　气管及左右主支气管、肺

(二)肺的组织结构

肺表面的浆膜伸入肺内将肺实质分隔成许多肺小叶。每个肺小叶是由管径在 1mm 以下的细支气管及其所属的肺组织构成的。肺小叶是肺的结构单位。

支气管进入肺内反复分支形成支气管树,包括小支气管、细支气管和终末细支气管。终末细支气管再分支,管壁上有肺泡开口,称呼吸性细支气管。呼吸性细支气管的分支为肺泡管、肺泡囊。在肺泡管和肺泡囊的壁上均有肺泡的开口。

由小支气管、细支气管在肺内分支至终末细支气管是气体出入肺的通道,称肺的传导部。呼吸性细支气管、肺泡管、肺泡囊和肺泡是气体交换的部位,称肺的呼吸部(图 10-67)。

1. 肺的传导部　它们的结构基本与肺外支气管相似,但是随着管径不断变细,管壁变薄,各段结构有些不同。如小、细支气管有假复层纤毛上皮,而终末细支气管是单层纤毛柱状上皮,只在小支气管有少量的碎片软骨和少量的腺体。

2. 肺的呼吸部

① 呼吸性细支气管　管壁出现少量囊状肺泡,管壁上皮由单层纤毛柱状上皮逐渐变成单层柱状上皮或立方上皮。上皮外面有胶原纤维、弹性纤维和少量平滑肌。

② 肺泡管　肺泡管是呼吸性细支气管的分支,管壁四周都是肺泡囊和肺泡的开口。相邻肺泡的开口

之间有弹性纤维、胶原纤维和少量平滑肌。

③ 肺泡囊　肺泡囊是肺泡管的分支，为数个肺泡共同开口的地方。

④ 肺泡　肺泡是半球形的囊泡，为气体交换的场所。成人肺泡三四亿个，吸气时，总面积可达 100m²。

肺泡上皮有Ⅰ型肺泡细胞和Ⅱ型肺泡细胞。肺泡内表面大部分衬以Ⅰ型肺泡细胞，形成一层连续的上皮。Ⅱ型肺泡细胞数量少，能分泌表面活性物质涂于肺泡内表面，有降低肺泡表面张力（即稳定肺泡大小）的作用；此外还具有不断分裂分化、修补肺上皮的作用。

肺泡和血之间进行气体交换必须经过肺泡内表面的液体层、肺泡细胞及其基膜、毛细血管的基膜和毛细血管内皮细胞等，这一结构称血一气屏障，又称呼吸膜（图 10-68）。

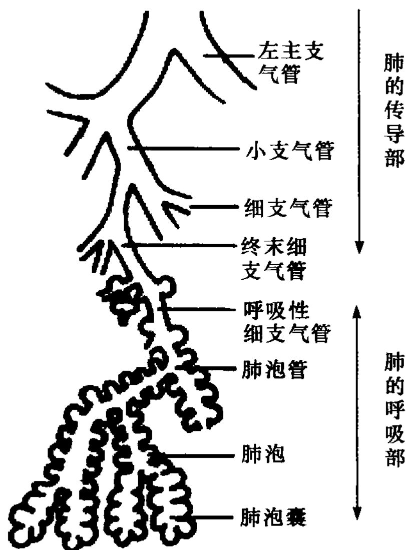


图 10-67　各级支气管和肺泡示意图

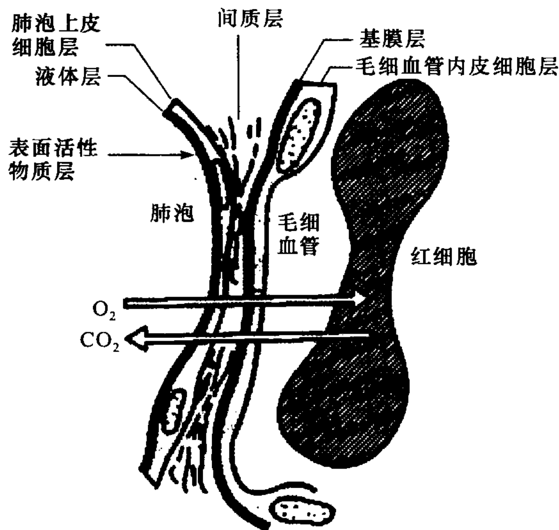


图 10-68　血一气屏障

⑤ 肺泡隔　肺泡隔是相邻两肺泡之间的组织。隔内有丰富的毛细血管及弹性纤维，还有胶原纤维和网状纤维，故具有良好的弹性和扩展性；此外肺泡隔还具有巨噬细胞，因而具有吞噬和免疫作用。

⑥ 肺泡孔　肺泡孔是相邻肺泡之间相通的小孔，可以平衡相邻肺泡之间的气体压力。

（三）肺的血管

肺的血管有两个来源：一个是属于肺循环的血管，为肺的功能血管，实现静脉血到动脉血的转化；另一个是属于体循环的血管，为肺的营养血管，为肺内细胞提供营养。营养血管的毛细血管网有一部分通连到肺静脉。

总之，肺泡壁由一层薄的上皮细胞构成，外面缠绕着弹性纤维、胶原纤维和毛细血管，这样既有利于肺的通气，又有利于肺的换气。

五、胸膜和胸膜腔

在胸壁内表面和胸腔中的内脏外表面都各有一层浆膜，称为胸膜，前者为壁胸膜，后者为脏胸膜（图 10-69）。脏胸膜紧贴在肺的表面，壁胸膜贴在胸廓体壁的内表面、纵隔的外面和膈的上面。纵隔是位于胸腔内两侧纵隔胸膜之间的器官和结缔组织的总称。组成纵隔的器官有胸腺、心包、心及其大血管、膈神经、气管、食管、胸主动脉、迷走神经、胸导管和奇静脉等，它们借疏松结缔组织相连。

脏、壁胸膜之间的窄腔隙称胸膜腔。腔内含有少量浆液，呼吸时，可减少脏、壁胸膜之间的摩擦（图 10-69）。正常情况下，胸膜腔内为负压（即低于大气压），因而使脏壁胸膜贴附在一起。各胸膜之间是相连的，因而胸膜腔是封闭的。

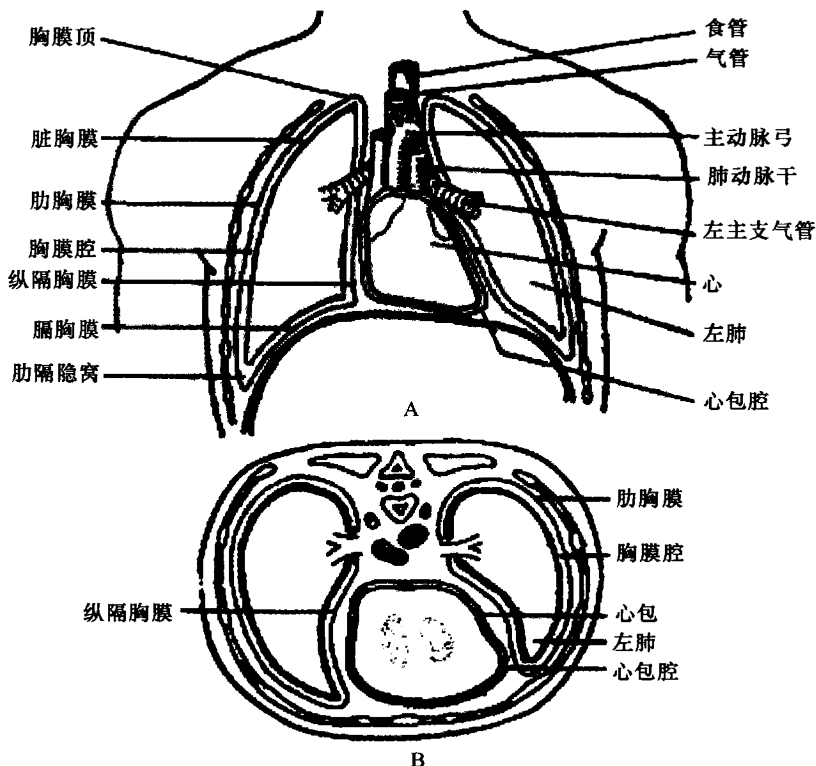


图 10-69　* 胸膜和胸膜腔

A. 胸腔额状断面(前面观)　B. 胸腔横断面(上面观)

第九节　泌尿系统

泌尿系统由肾、输尿管、膀胱和尿道四部分组成(图 10-70)。它的主要功能是排出体内的代谢废物，以及调节水盐平衡、分泌多种生物活性物质、维持机体正常内环境等。

一、肾

(一)肾的位置和形态

肾是实质性器官，位于腹后壁脊柱的两旁，左右各一个，外形似蚕豆。新鲜时呈红褐色，质地柔软，表面光滑。肾的内侧缘中部凹陷，叫肾门。出入肾门的结构合称为肾蒂，肾蒂的主要结构有肾静脉、肾动脉和肾盂。肾门向肾内凹陷形成一个较大的腔，称肾窦。肾的表面有结缔组织的被膜。

(二)肾的纵剖面构造

将肾纵剖为前后两半，观察肾脏的内部结构，可以看到周围部分的颜色较深，这叫皮质，皮质富含血管，新鲜时呈红褐色。皮质以内颜色较浅，叫髓质。皮质和髓质合称为肾实质(图 10-71)。

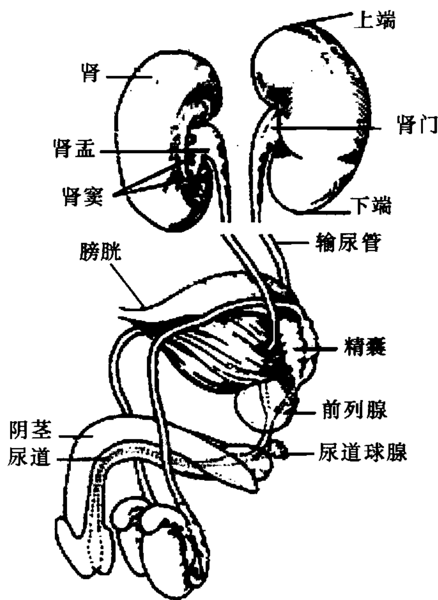


图 10-70　男性泌尿系统概观

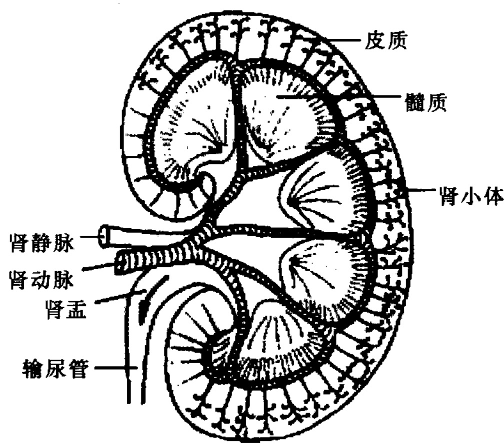


图 10-71　人肾纵切模式图

（三）肾的组织结构及功能

肾实质由大量泌尿小管组成，其间有少量结缔组织、血管和神经等。泌尿小管包括肾小管和集合管系两部分。肾小管是长而不分支的弯曲管道。每条肾小管起始端膨大内陷成双层壁的肾小囊，与肾小球共同构成肾小体。肾小球是一个由毛细血管构成的球状体，分别与入球小动脉和出球小动脉相连。肾小体与一条和它相连通的肾小管构成一个肾单位（图 10-72）。每个肾的肾实质大约由一百多万个肾单位构成。多条肾小管汇集成较大的集合小管。肾小管和集合管均由一层上皮细胞组成，并在近曲小管和远曲小管之外有来自出球小动脉再次分支形成的毛细血管网分布，其中的血液将肾小管和集合管重吸收的全部物质运离肾脏。

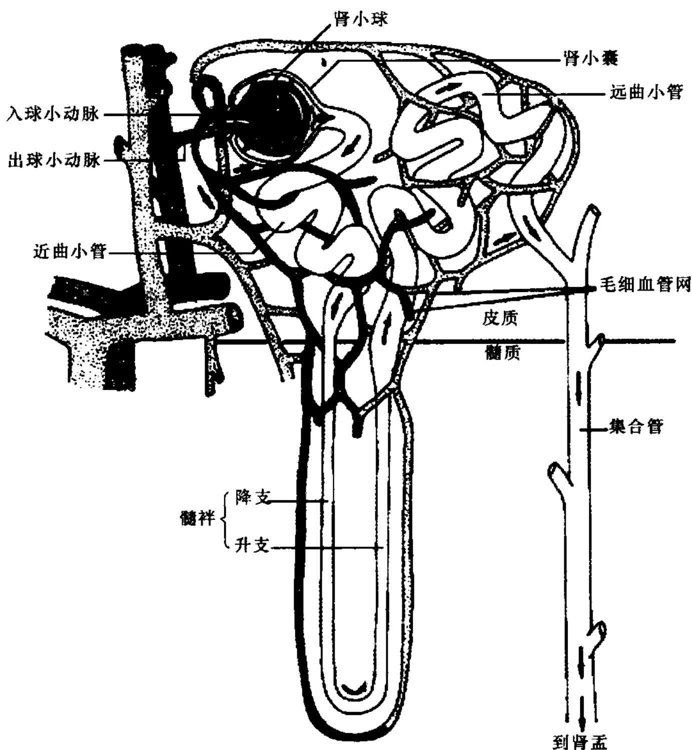


图 10-72　肾单位图解

血液通过入球小动脉进入肾小体，其中的大部分小分子及其离子能滤到肾小囊腔中形成原尿，其余部分沿出球小动脉流离肾小体。原尿经过肾小管各段和集合小管过程中，其中全部的营养物质、有用的无机盐和绝大部分的水等又被重吸收入血，同时又吸纳肾小管上皮细胞排出的代谢终产物，最后形成终尿排入肾小盏。成人每天产生的原尿约为 150L，而排出的终尿只有 1～2L。因此，肾在泌尿过程中不仅排出了机体的代谢终产物，而且对维持机体水盐平衡和内环境的稳定起着重要的作用。

二、输尿管、膀胱和尿道

输尿管是一对细长的肌性管道，左右各一，将尿从肾盂不断输入膀胱。膀胱是暂时贮存尿液的囊状肌性器官，有四层结构。肌层较厚，有内纵、中环和外纵三层平滑肌。膀胱有一个出口，即尿道内口，其周围有环行的平滑肌—尿道括约肌，平时尿道括约肌收缩，尿道内口是关闭的；排尿时，尿道括约肌舒张，尿道内口开放，尿液流入尿道。尿道是引导尿液由膀胱排出体外的管道。

第十节　生殖系统

生殖系统由一系列繁殖后代、延续种族的器官所组成。男、女生殖器官均分为内生殖器和外生殖器。内生殖器包括产生生殖细胞及分泌性激素的生殖腺、输送生殖细胞的管道及其附属腺。外生殖器是使两性生殖细胞相结合的性交器官。

在人类，生殖器官的两性差异称为第一性征，又称主性征，是男、女先天固有的差异。青春期开始，随着性器官发育成熟而出现的一系列其他两性差异，称为第二性征，又称副性征。如男性长胡须、音调变低、喉结突出；女性乳腺发达、音调变高、骨盆宽大、皮下脂肪丰富等。第二性征的出现和维持都依赖于性激素的作用。

一、男性生殖器

男性生殖器分为内生殖器和外生殖器两个部分。男性内生殖器包括睾丸、输精管道和附属腺。男性外生殖器包括阴囊和阴茎(图 10-73)。

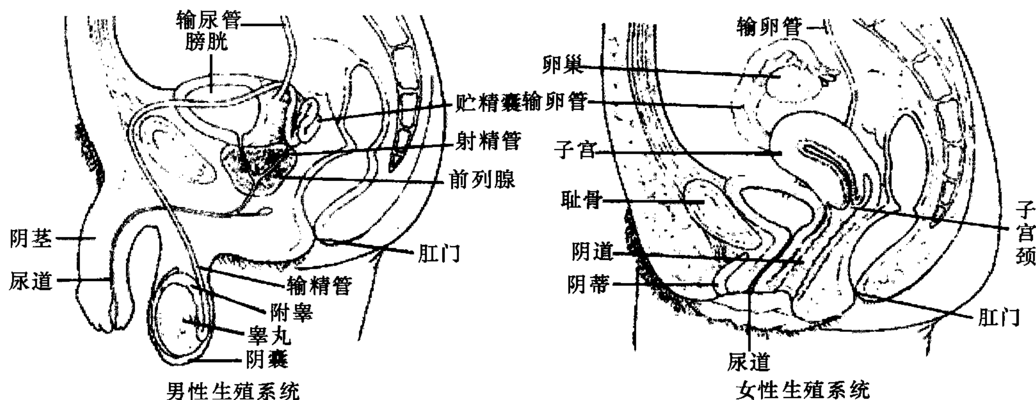


图 10-73　人的生殖系统

(一)睾　丸

睾丸是产生精子和分泌雄性激素的器官。

1. 睾丸的位置和形态　在婴儿出生前后，原来位于腹腔内的睾丸从鼠蹊管坠出，悬于体外的阴囊中，左右各一，呈略扁的椭球形，表面光滑，前缘游离，后缘有血管、神经和淋巴出入，并与附睾和输精管下段相接触。腹腔温度高，睾丸长期留在腹腔精子不能发生，体外温度低于腹腔，适于睾丸发育。

2. 睾丸的组织结构　睾丸表面覆以浆膜，浆膜下方为致密结缔组织构成的白膜，白膜将睾丸实质分成约 250 个锥体形的小叶，每个小叶内有 1～4 条细长盘曲的生精小管(又称曲细精管)，生精小管之间的疏松结缔组织称睾丸间质(图 10-74)。

生精小管管壁主要由生精上皮构成，是精子的发源地。睾丸间质位于生精小管间的富含血管和淋巴管的疏松结缔组织中，其中还含有间质细胞。间质细胞常三五成群地分布，其主要功能是分泌雄性激素。

(二)输精管道

输精管道包括附睾、输精管和射精管。附睾是精子贮存和发育成熟的主要场所。精子在附睾中停留、

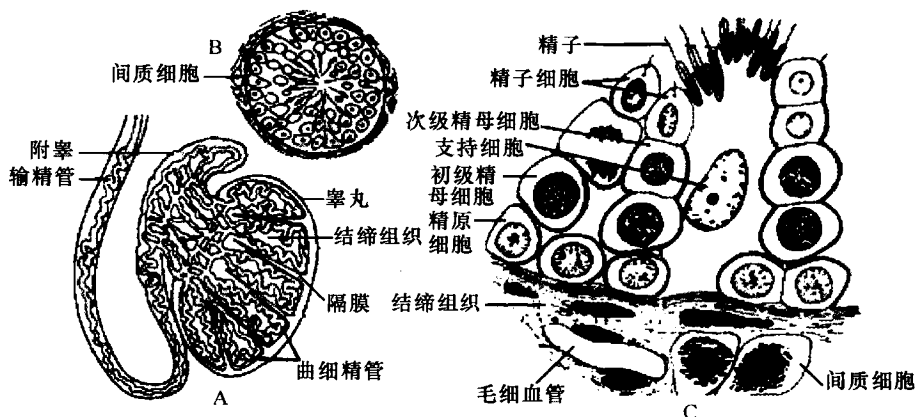


图 10-74 人的睾丸

A. 睾丸纵切示生精小管 B. 生精小管切图解 C. 生精小管横切面放大

发育需 8～17 天，精子的成熟过程需要雄性激素的调控。睾丸产生的精子，先贮存于附睾内，并在此继续发育成熟，当射精时经输精管、射精管和尿道排出体外。

(三)附属腺

附属腺包括精囊腺、前列腺和尿道球腺，三种腺体均分泌稍呈碱性的液体，与精子混合即成精液，呈乳白色，适于精子生存和活动。一次射精排出 2～5mL 精液，每毫升精液含 1 亿～2 亿个精子。若每毫升精液的精子数少于 4000 万个，常导致男性不育症。

二、女性生殖器

女性生殖器分为内生殖器和外生殖器两个部分。内生殖器包括卵巢、输卵管、子宫和阴道(图 10-75)。外生殖器包括阴阜、大阴唇、小阴唇、阴道前庭、前庭球和前庭大腺等。

(一)卵 巢

卵巢可产生卵子，又能分泌雌性激素和孕激素。

1. 卵巢的形态 卵巢位于盆腔内子宫的两侧，左右各一个，呈卵圆形，为实质性器官。

2. 卵巢的组织结构 卵巢表面覆盖有单层上皮，上皮下方为薄层致密结缔组织构成的白膜。卵巢的外周大部分为皮质，中央为髓质。皮质内含有不同发育阶段的卵泡、黄体和退化的闭锁卵泡等；髓质由疏松结缔组织构成，含有血管、淋巴管和神经等。

(二)输卵管

输卵管既是输送卵子的通道，也是精子与卵子相遇受精的场所。输卵管是一对漏斗状弯曲的肌性管道，一端连于子宫底的两侧，另一端以漏斗开口于腹膜腔，接近卵巢(图 10-75)。输卵管壁肌层的收缩和黏膜上皮纤毛的摆动将卵子向子宫腔推送。

(三)子 宫

子宫可孕育胎儿和定期产生月经。

1. 子宫的位置和形态 子宫位于盆腔中央，位于膀胱与直肠之间(图 10-73)。成人的子宫呈前后稍扁的倒置梨形，分为底、体、颈三部分(图 10-75)。

2. 子宫壁的组织结构 子宫壁自内而外，分为内膜、肌膜和外膜三层结构(图 10-76)。

子宫内膜由单层柱状上皮和固有层组成。上皮向固有层内深陷形成许多管状的子宫腺。固有层较厚，血管丰富，结缔组织增生能力强。子宫底部和体部的内膜可分为功能层和基底层。功能层位于浅部，较厚，内有呈螺旋状走向的螺旋动脉；自青春期至绝经期，在卵巢激素的作用下发生周期性的脱落与增生；妊娠时，胚泡植入功能层并在其中生长发育。基底层较厚，此层无周期性脱落变化，但有周期性地修复内膜的功能。

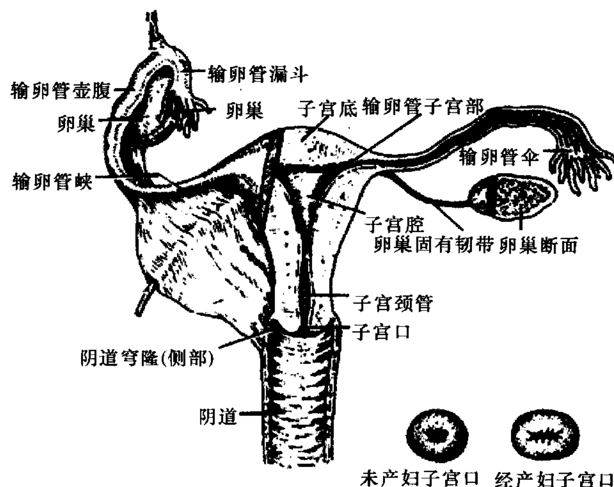


图 10-75　女性内生殖器(前面)

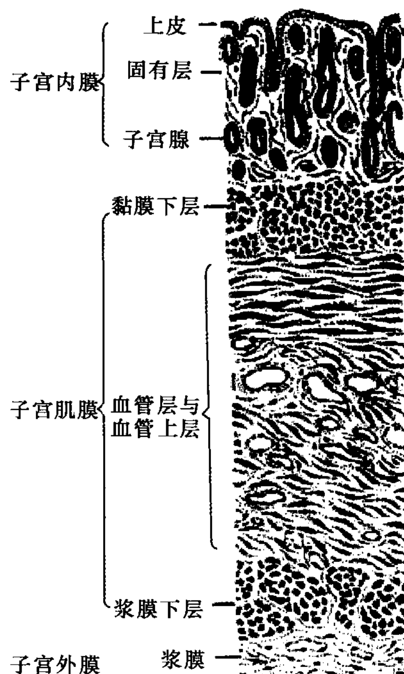


图 10-76　子宫壁的结构

在卵巢激素的周期性作用下，子宫内膜功能层也出现周期性变化：每 28 天左右发生一次内膜剥脱、出血、修复、增生和分泌，称为月经周期。

(四)阴　道

阴道是娩出胎儿、排出月经和性交的器官。阴道呈扁平的管状。黏膜形成许多横行皱襞，黏膜上皮为复层扁平上皮，较厚。阴道上皮脱落后，细胞内糖原被阴道内的乳酸杆菌分解为乳酸，使阴道保持酸性环境，防止病菌侵入子宫。

第十一节　内分泌系统

一、内分泌系统概述

(一)内分泌系统的组成

内分泌系统是由内分泌腺和分布于其他器官中的内分泌细胞组成的，是生理信息传递系统。内分泌细胞又有两种存在形式：一种是成群集中在一起，形成腺组织，如胰腺内的胰岛、睾丸内的间质细胞、卵巢内的卵泡及黄体；另一种是散在于其他细胞之间，如胃肠道和呼吸道黏膜中的内分泌细胞等。

(二)内分泌腺和激素

内分泌腺没有导管，故又称为无管腺，腺细胞常排列成索状、团状或围成滤泡，其间有丰富的毛细血管和毛细淋巴管。腺细胞分泌的具有生物活性作用的微量有机物质，称为激素。激素进入毛细血管和毛细淋巴管而运送至全身，有选择性地作用于一定的细胞或器官。但有的腺细胞分泌的激素以弥散的方式直接作用于邻近的细胞，这种现象称为旁分泌。能够对某种激素产生特定效应的细胞或器官分别称为靶细胞或靶器官。

(三)内分泌腺的类型和来源

按照所分泌激素的化学本质，可将腺细胞分为两大类：一类是分泌含氮激素的细胞，一类是分泌类固醇

激素的细胞。含氮激素包括:氨基酸衍生物、胺类、肽类和蛋白质类激素。分泌含氮激素的细胞来源于内胚层或外胚层,细胞内粗面内质网较多,高尔基体发达,分泌颗粒有膜包裹,体内大多数内分泌细胞属于此类,如甲状腺、甲状旁腺、垂体、肾上腺髓质、胰岛及胃肠道的内分泌细胞等(图 10-77)。分泌类固醇激素的细胞来源于中胚层,细胞内含有丰富的滑面内质网,肾上腺皮质细胞及分泌性激素的细胞等属于此类。

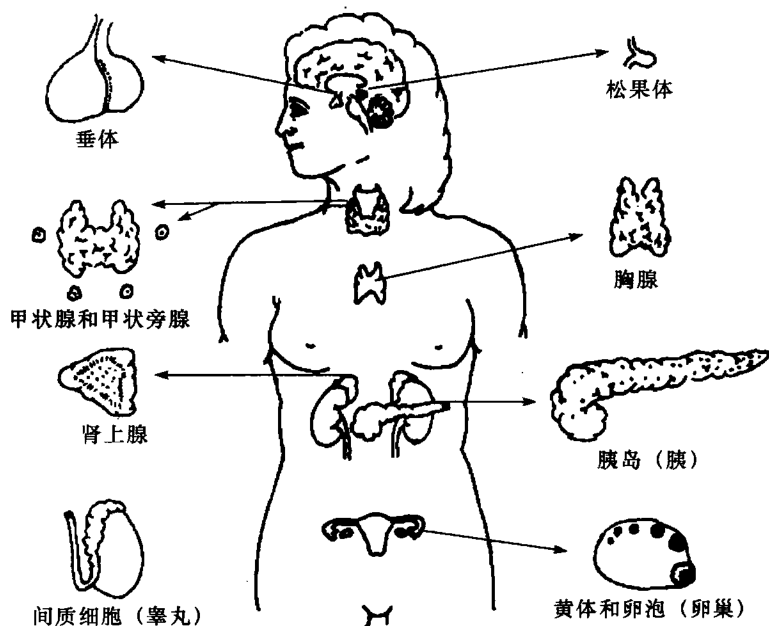


图 10-77　内分泌系统概况

(四)内分泌系统的功能

内分泌系统是机体重要的机能调节系统,它与神经系统在结构和功能上密切联系,共同调节机体的新陈代谢、生长发育、生殖等生理功能,维持机体内环境的相对稳定,保证机体与外界环境相适应。

二、甲状腺和甲状旁腺

(一)甲状腺

甲状腺位于颈前部,呈“H”形,贴于喉和气管的前方和两侧(图 10-78)。甲状腺的大小可随年龄、季节、营养状况的不同而变化,是人体内最大的内分泌腺,成年人约重 20～40g。甲状腺的表面包有纤维囊,并伸入腺体内部,将腺组织分隔为若干小叶。小叶内有许多滤泡和滤泡旁细胞。滤泡由单层的滤泡上皮细胞围成,呈密闭的球形、椭圆形或不规则形,滤泡腔充满胶体。滤泡间有少量结缔组织和丰富的有孔毛细血管(图 10-79)。滤泡是合成并分泌甲状腺激素的单位。滤泡旁细胞分泌降钙素。

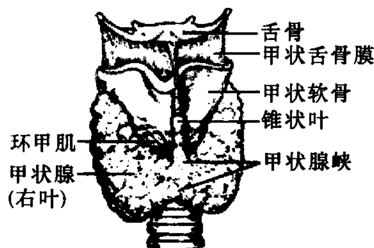


图 10-78　甲状腺的形态和位置

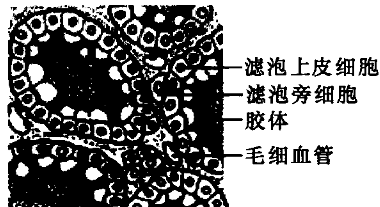


图 10-79　甲状腺的组织结构模式图

(二)甲状旁腺

甲状旁腺的数目和位置差异较大,一般上、下各一对,贴附于甲状腺左、右叶的后面,也有的埋入甲状腺组织内。每个甲状旁腺重约30～50mg(图10-80)。甲状旁腺表面包有薄层结缔组织被膜与甲状腺组织分隔。腺的实质由主细胞和嗜酸性细胞组成。主细胞构成腺实质的主体,细胞以胞吐方式释放甲状旁腺素入毛细血管。

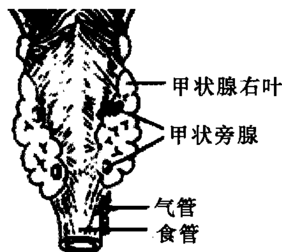


图10-80 甲状旁腺的位置

三、胰 岛

胰岛位于胰腺外分泌部的腺泡之间,由大小不等的腺细胞团组成。成人的胰岛总数约数十万至百万个。细胞间分布有丰富的毛细血管,并相互紧贴,以便胰岛细胞的分泌物可直接进入血液运送全身。胰岛主要由A、B、C、D四种细胞构成。

1. A细胞　A细胞约占细胞总数的20%,多分布于胰岛的外周。A细胞较大,椭圆形,胞质内有许多粗大分泌颗粒。A细胞能分泌胰高血糖素,有升高血糖的作用。

2. B细胞　B细胞约占细胞总数的75%,多分布于胰岛的中央部,胞质内有细小的颗粒。B细胞能分泌胰岛素,有降低血糖浓度的作用。

3. C细胞　数量很少,功能不明。

4. D细胞　数量较少,约占5%。近年证明,D细胞分泌生长激素释放抑制因子,其作用可能是抑制A、B细胞的分泌功能。

四、肾上腺

(一)肾上腺的位置和形态

肾上腺左右各一,位于腹膜后隙,肾上端的前内侧,与肾共同包在肾筋膜内,但有独立的纤维囊和脂肪囊,因此不随肾上下移动。左肾上腺略大且长,呈月牙形;右肾上腺较短,呈三角形。

(二)肾上腺的组织结构和功能

肾上腺表面包有结缔组织的被膜,有些结缔组织伴随血管和神经伸入实质内。腺实质分周围的皮质和中央的髓质。两者在发生、结构和功能上均不相同。皮质来自中胚层;髓质来自外胚层,与交感神经节相似。

1. 皮质　约占肾上腺的80%～90%,在切面上,根据细胞的排列方式,可分为三带(图10-81),分泌不同的激素。

2. 髓质　位于肾上腺的中央,与网状带交界处参差不齐但界线清楚。髓质主要由髓质细胞组成(也称嗜铬细胞),髓质细胞可分为肾上腺素细胞(约占80%)和去甲肾上腺素细胞。在人、猴等肾上腺髓质内一般只有一种细胞,内有两种颗粒,分别含肾上腺素和去甲肾上腺素(图10-81)。

(三)肾上腺皮质与髓质的功能关系

肾上腺的部分血是经过皮质流向髓质的,由皮质进入髓质的血中含有较高浓度的皮质激素,其中的糖皮质激素有激活肾上腺素细胞内苯乙醇胺N-甲基转移酶的作用,该酶可使去甲肾上腺素转变为肾上腺素。由此可见,皮质与髓质激素的合成具有密切关系。

六、下丘脑

(一)下丘脑的结构

下丘脑位于背侧丘脑的下方,包括视交叉、灰结节、漏斗和乳头体等结构(图10-82)。漏斗的中央为正中隆起,下端连接垂体。整个下丘脑构成第三脑室侧壁的下部和底。下丘脑内部有许多神经核团,与内分泌关系密切的主要核团有视上核、室旁核和漏斗核等。

(二)下丘脑的功能

作为腺体,下丘脑的神经分泌细胞分泌神经肽或肽类激素,称为肽能神经元。下丘脑的肽能神经元主

要位于视上核、室旁核与“促垂体区”的核团内。抗利尿激素和催产素在视上核、室旁核都能产生,但前者主要在视上核中产生而室旁核主要产生催产素。促垂体区的核团主要分布于下丘脑的内侧基底部,包括漏斗核在内的诸多核团,主要产生调节腺垂体激素的释放激素和抑制激素,已知的这类激素有9种,其中化学结构已明确的称激素,不明确的暂称因子。

作为神经系统的功能,详见本章第十三节。

七、垂 体

(一)垂体的位置和形态

垂体位于颅底蝶骨体上面的垂体窝内,上端与下丘脑相连,前上方与视交叉相邻。垂体呈椭圆形,重约0.5～0.6g,女性在妊娠期可重达1g,豌豆般大小,是人体内最小的内分泌腺;能分泌多种激素,并以神经和血管与下丘脑相连。

根据发生和结构特点,垂体可分为腺垂体和神经垂体两部分。腺垂体源于早期胚胎口凹的外胚层上皮向背侧突出形成的拉克氏囊,神经垂体源于间脑底部向腹侧的突起,这两部分来源不同但最后结合在一起。两部分之间的间隙,出生后逐渐萎缩消失。

腺垂体位于前方,分为远侧部、中间部和结节部;神经垂体位于后方,与中间部相贴,由神经部、漏斗干和正中隆起组成(图10-82)。通常将远侧部称为前叶,中间部和神经部全称为后叶。

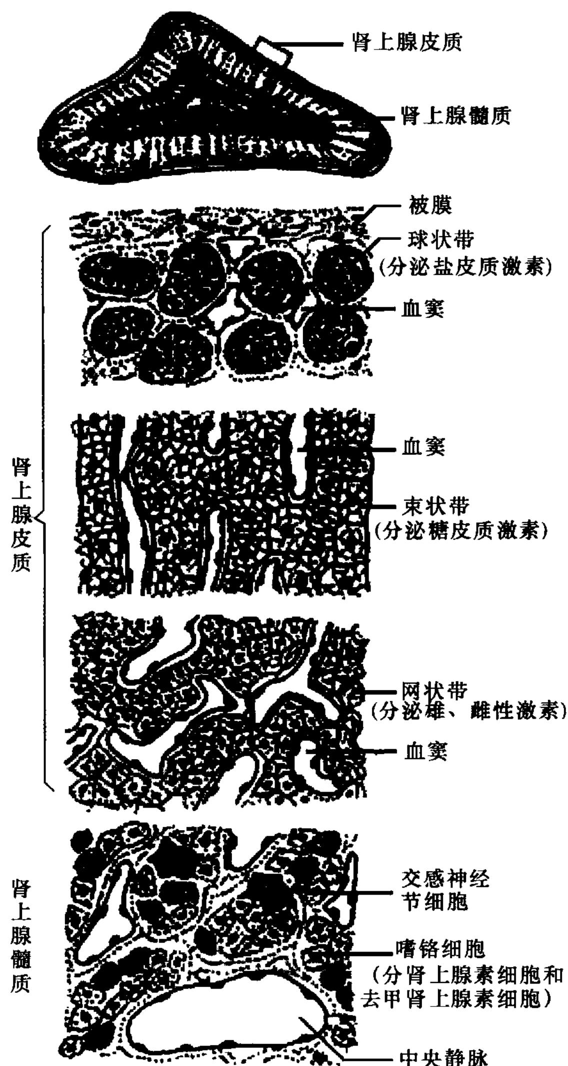


图10-81 肾上腺的组织结构

(二)腺垂体的组织结构和功能

1. 远侧部　远侧部是垂体的主要部分,约占垂体体积的75%。腺细胞排列成索或团,其间有丰富的窦状毛细血管和少量结缔组织。依据分泌的激素不同,远侧部的腺细胞可分为:生长激素细胞、催乳素细胞、促甲状腺激素细胞、促肾上腺皮质激素细胞和促性腺激素细胞。

2. 中间部　位于远侧部与神经部之间,呈一狭带,可产生促黑色素细胞激素。

3. 结节部　其细胞的功能目前尚不清楚。

(三)神经垂体的组织结构和功能

神经垂体主要由大量无髓纤维、垂体细胞和少量结缔组织构成,并含有丰富的窦状毛细血管。神经垂体具有分泌(并非合成)升压素、催产素的作用。

无髓纤维的大部分由下丘脑的视上核和室旁核的神经分泌神经元发出(图10-83)。视上核的神经分泌神经元能产生升压素(又称抗利尿激素ADH),室旁核的神经分泌神经元能产生催产素。

垂体细胞是一种特殊的神经胶质细胞,无分泌功能,主要对神经纤维起支持、营养和保护作用。

(四)垂体和下丘脑的联系

垂体和下丘脑在结构和功能上都有密切的联系。

1. 神经垂体和下丘脑的联系　神经垂体和下丘脑直接相连,下丘脑的视上核和室旁核发出的轴突组成下丘脑垂体束下行至神经部,是构成神经垂体的主要成分。神经垂体不合成激素,它只是贮存和释放下丘

脑内某些神经分泌神经元合成的激素。因此下丘脑和神经垂体是一个统一的整体，两者共同组成下丘脑－神经垂体系统。

2. 腺垂体和下丘脑的联系　腺垂体和下丘脑通过垂体门脉系统（由初级毛细血管、垂体门微静脉和次级毛细血管构成）建立了密切的功能联系。供应垂体的血管有两条：一条是来自大脑动脉环的垂体上动脉，一条是来自颈内动脉的垂体下动脉（图 10-83）。

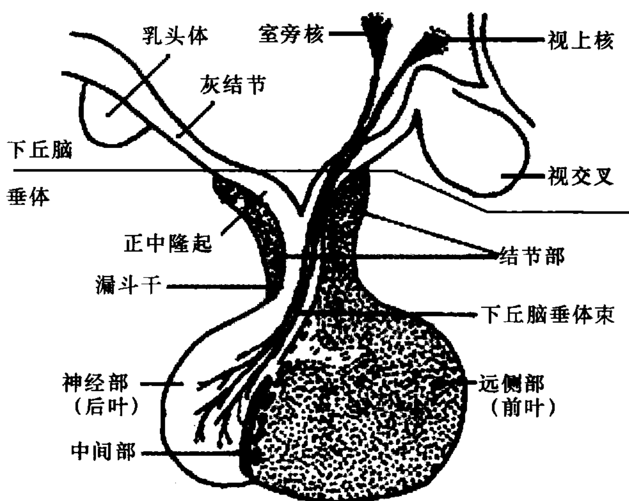


图 10-82　下丘脑和垂体（矢状切面）

下丘脑的弓状核（人类的又称漏斗核）等含有许多神经分泌神经元，能够合成多种肽类激素，其中有的可促进腺垂体细胞的分泌，称释放激素（RH），有的可抑制腺垂体细胞的分泌，称释放抑制激素（RIH）。这些激素沿轴突输送到漏斗处，释放入初级毛细血管内，再经垂体门微静脉到远侧部的次级毛细血管放出，调节腺垂体的远侧部各种腺细胞的分泌活动，从而构成了下丘脑腺垂体系统。

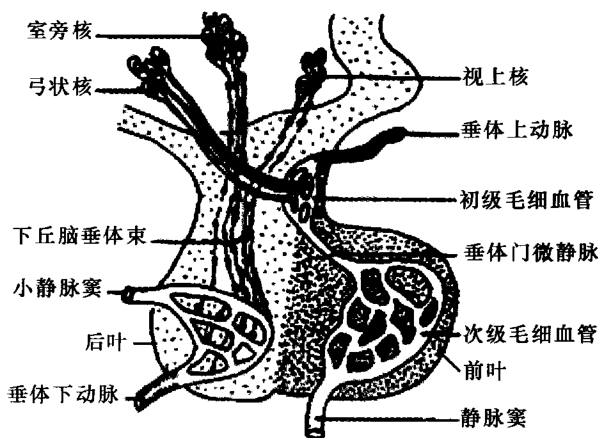


图 10-83　垂体的血管分布及其与下丘脑的关系

（五）下丘脑和垂体与其他内分泌腺的相互关系

内分泌腺活动的调节很复杂，在正常情况下，各种激素的分泌量具有相对稳定性，而这种稳定性，受到神经系统与相互协调的各内分泌腺共同的调节。其中下丘脑和垂体与其他内分泌腺的相互调节尤为重要，如图 10-84。

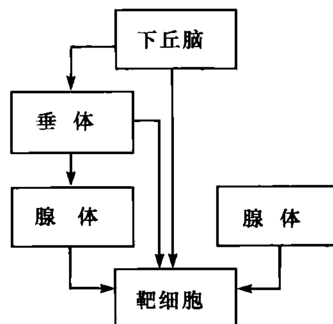


图 10-84　下丘脑和垂体与其他内分泌腺的关系

一方面，下丘脑的神经分泌神经元分泌的释放激素或释放抑制激素调节腺垂体的分泌功能，腺垂体分泌的各种激素又调节相应靶细胞的分泌和其他机能活动。另一方面，靶细胞的分泌物或某种物质（如血糖、血钙等）的浓度变化，反过来又可影响相应内分泌腺及下丘脑的分泌活动，这种调节称为反馈。通过反馈以维持机体内环境的相对稳定和正常生理活动。

八、弥散神经内分泌系统的概念

具有内分泌功能的神经元和散在的内分泌细胞合称为弥散神经内分泌系统(DNES)。属于弥散神经内分泌系统的细胞目前已知的有40多种,可分为中枢和周围两大部分。中枢部分包括下丘脑、垂体的某些细胞和松果体细胞等;周围部分包括胃肠道、胰、呼吸道、泌尿生殖道及心血管等的内分泌细胞、甲状腺滤泡旁细胞、甲状旁腺主细胞和肾上腺髓质细胞等。

第十二节　感觉器官

感受器:主要指感受内、外环境某种刺激而产生兴奋,并将刺激能量转换为传入神经冲动的结构,是一种能量转换器。不同感受器的结构各不相同,有的结构简单,仅为感觉神经的游离末梢,如痛觉感受器;有的结构比较复杂,由一些组织形成被囊包裹神经末梢所构成,如环层小体、触觉小体等。

感觉器官:是感受器及其附属结构的总称,简称感官。如视觉器官除了光感受器(视网膜)之外,还包括眼的折光系统以及眼睑、泪腺、眼外肌等保护和运动装置。

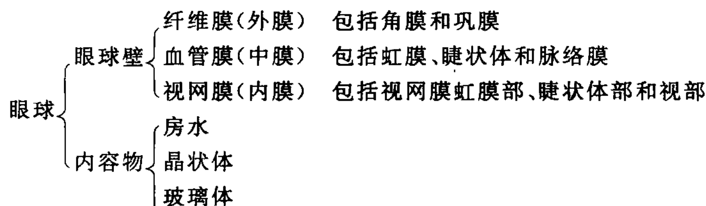
一、视觉器官

视觉器官由眼球和眼副器组成,是人体感受光刺激的器官。

(一)眼球的构造

眼球是视觉器官的主要部分,外形近球状,居于眼眶内。眼球前面由眼睑保护,后面由神经连于间脑,周围附有泪腺、眼外肌等。眼球前面的角膜中心点称前极,后面巩膜的中心点称后极。在前、后极之间的中点,沿眼球表面所作的环形线称赤道。前、后极的连线称眼轴。由瞳孔的中点至视网膜中央凹(黄斑)的连线,与视线方向一致,称视轴。眼轴与视轴成锐角交叉(图10-85)。

眼球由眼球壁及其内容物组成,具体如下:



1.眼球壁　眼球壁分为三层。

(1)眼球纤维膜　为眼球壁的最外层,前1/6为角膜,后5/6为巩膜。

① 角膜　无色透明,呈圆盘状,略向前方突出,有折光作用。边缘与巩膜相接合,其相交处称角膜缘。

角膜的外表面是未角化的复层扁平上皮,有较强的再生能力,上皮细胞之间分布有丰富的感觉神经末梢,因此角膜感觉十分敏锐。角膜的内表面是一单层扁平上皮,没有再生能力,细胞具有分泌和合成蛋白质的作用。角膜的中央层是透明的、曲光指数相同的胶原纤维和基质。

角膜内无血管和淋巴管,其营养由角膜缘的血管及房水供应,从而保证角膜透明。

② 巩膜　呈乳白色,由致密结缔组织构成,质地坚韧,具有支持和保护眼球的作用。角膜缘深部有一环形小管,称巩膜静脉窦,是房水循环的重要通路。巩膜内表面分布有色素细胞。

(2)眼球血管膜　含有丰富的血管和色素,呈棕黑色,有为眼球形成一个暗室的作用。由前向后,眼球血管膜可分为虹膜、睫状体和脉络膜三个部分。

① 虹膜　为一环状薄膜,中央为瞳孔,对进入眼球光线的多少具有调控作用。虹膜位于角膜与晶状体之间,并把其腔隙分隔成前房和后房,两房借瞳孔相通。虹膜的周缘与睫状体相连。

虹膜外表面是一层不连接的成纤维细胞和色素细胞;内表面为上皮层,是视网膜前方的延续部分,又可分外、内两层,即平滑肌层和色素上皮层。平滑肌细胞有两种不同的排列方式:一种以瞳孔为中心向虹膜边缘呈放射状排列,称瞳孔开大肌,受交感神经支配,司瞳孔开大,以便于视网膜对弱光的感受;另一种环绕瞳

孔呈环形排列，称瞳孔括约肌，受副交感神经支配，司瞳孔缩小，以防止强光对视网膜的过度刺激。

虹膜颜色有人种差异，主要取决于虹膜色素细胞的多寡。色素细胞少，虹膜呈蓝色；黑色素多，虹膜呈棕色；白化病患者因缺乏色素或色素很少，且富有血管，故虹膜呈粉红色。

② 睫状体 是脉络膜向前的延伸，位于巩膜与角膜移行处的内面，在眼球的矢状切面上呈三角形。睫状体分前、后两部：后部2/3平坦，称睫状环；前部呈放射状突起，称睫状突。由睫状突发出的许多细丝状纤维，称睫状小带，它与晶状体相连。

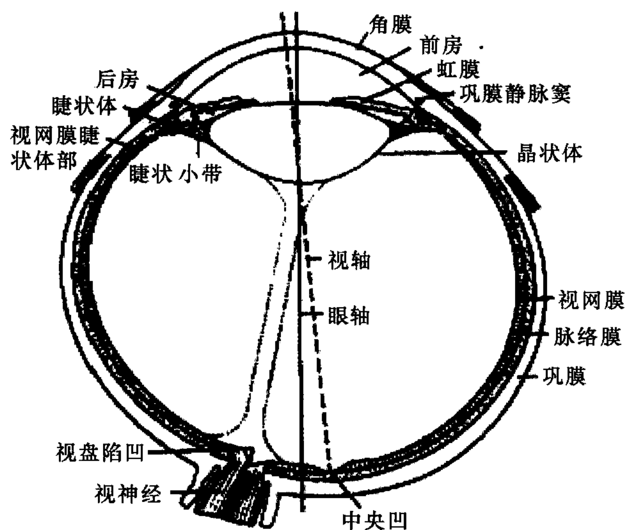


图 10-85 右眼球的水平切图

睫状体由外向内分三层：a. 睫状肌层，由平滑肌组成，肌纤维排列方向后部为纵行，中间放射状，前部环形，受副交感神经支配。看近物时，睫状肌收缩，使睫状体前移，睫状小带松弛，晶状体借自身的弹性而曲度增加。看远物时睫状肌舒张，睫状体向后复位使睫状小带紧张，晶状体曲度减小。b. 血管层，是一层富有血管的结缔组织层。c. 睫状上皮层，为视网膜向前延伸的部分，由色素上皮和非色素上皮组成，无感光作用。非色素上皮具有分泌房水、合成胶原蛋白及形成睫状小带的功能。

③ 脉络膜 占血管膜的后2/3部分，衬于巩膜内面，是富有血管和色素细胞的疏松结缔组织。具有营养视网膜和形成暗室的作用。

(3)视网膜 视网膜是眼球最内层的一层透明的神经组织膜，厚约0.1～0.5mm，自后向前可分为视网膜视部、睫状体部和虹膜部。视部紧贴于脉络膜内面，有感光作用；位于睫状体和虹膜内面的分别为视网膜睫状体部和虹膜部，无感光作用，称为视网膜盲部。视部与盲部交接处呈齿状，称锯齿缘。视网膜后部(靠鼻侧)有一圆形隆起，称视神经盘，由视网膜节细胞的轴突在此汇集成视神经并穿出眼球壁而构成。该处无感光细胞，称生理性盲点。在视神经盘颞侧下方(靠鼻侧)约3.5mm处有一黄色区域，称黄斑，其中央凹陷，称中央凹(图10-86)，感光细胞最为集中，物像落在此处可引起最清晰的视觉。

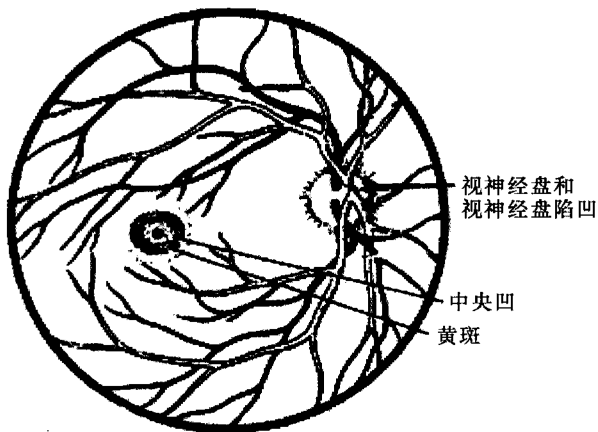


图 10-86 视神经盘和中央凹的结构示意图

视网膜能将光能转变为电能，通过视神经传至大脑形成视觉。

2. 眼球的内容物 眼球的内容物包括房水、晶状体和玻璃体，均无色透明，且无血管，具有曲光作用，与角膜共同构成眼的曲光系统。

(1)房水 充满眼房内的澄清液体，含少量的蛋白质和无机盐。房水除了有曲光作用外，还具有营养角膜和晶状体以及维持眼内压的作用。房水循环障碍时，引起眼内压增高，可导致视力受损，临床上称为青光眼。

(2)晶状体 位于虹膜和玻璃体之间，呈双凸透镜状，后面曲度较大，无色透明，具有弹性，不含血管和神经，营养由房水供给。晶状体若因疾病或创伤而变混浊，称为白内障。

晶状体是眼球曲光系统的主要装置。当视近物时，睫状肌收缩，牵引脉络膜和睫状体向前，使睫状小带

松弛，晶状体借本身的弹性变凸，特别是前面的曲度加大，曲光加强，使物像能聚焦于视网膜上；视远物时则相反。随着年龄增长，晶状体逐渐硬化而弹性减弱，睫状肌也逐渐萎缩，调节功能减退，从而出现远视。青少年时期，若长期视近物使睫状体过度紧张，得不到恢复，将会使晶状体曲度持续加大而形成近视。

(3)玻璃体　玻璃体是无色透明的胶状物质，除了曲光作用外，尚有支撑视网膜的作用。若玻璃体发生混浊，可影响视力；若支撑作用减弱，会导致视网膜剥离。

(二)眼副器

眼副器包括眼睑、结膜、泪器、眼球外肌以及眶内的筋膜和脂肪等。

1.眼睑　眼睑俗称眼皮，分上眼睑和下眼睑，保护眼球。上、下眼睑的内侧端各有一个突起，突起的顶部有一小孔，称泪点，是泪小管的起始处。上、下眼睑的外表面为皮肤，内表面的黏膜称睑结膜；皮肤与结膜的交界处称睑缘，睑缘有2～3行睫毛。

2.结膜　结膜是由复层柱状上皮和少量结缔组织构成的薄而透明的黏膜，位于眼睑的内表面和角膜的外表面。结膜内含有丰富的血管和神经末梢，有少量的黏液腺，黏液可润滑眼球，减少睑结膜与角膜的摩擦。

3.泪器　泪器由泪腺和泪道组成(图10-87)。泪道包括泪点、泪小管、泪囊和鼻泪管。泪腺位于眼眶上壁外侧部的泪腺窝内。泪腺分泌的泪液借眨眼活动涂抹于眼球的表面，多余的泪液流向泪湖，经泪道流入下鼻道。泪液中含溶菌酶，泪液除湿润眼球表面，防止角膜干燥外，还有清洁和杀菌作用。

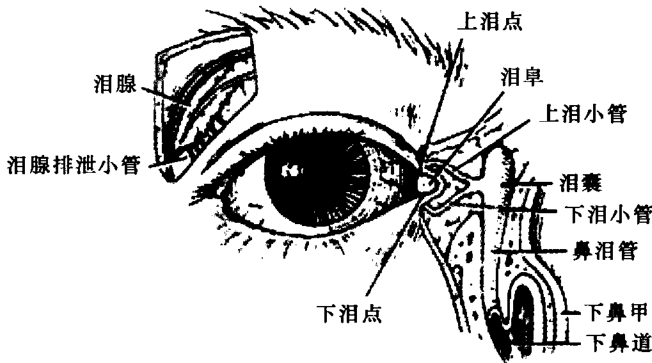


图10-87　泪器

4.眼球外肌　眼球外肌包括六条运动眼球的肌和一条上睑提肌，都是骨骼肌。眼球的正常运动由这六条运动眼球的肌协同完成，如果某一运动眼球的肌发生瘫痪，则出现斜视。

二、前庭蜗器

前庭蜗器包括感受声波的听器和感受机体位置变化的前庭器。两者虽然不同，但结构却紧密相连。前庭蜗器包括外耳、中耳和内耳(图10-88)。外耳和中耳是收集和传导声波的装置，内耳有接受声波和位觉刺激的感受器。

(一)外　耳

外耳包括耳廓和外耳道两部分。耳廓为哺乳动物所特有，人的耳廓在进化过程中已趋向退化，收集声波和定向作用有所减弱，没有兔、狗、马等动物的作用大。耳廓的上方大部以软骨为支架，外覆皮肤；耳廓的下方无软骨，仅含结缔组织和脂肪，称耳垂，是临床常用的采血部位。

(二)中　耳

中耳是传导声波的主要部分，包括鼓膜、鼓室、咽鼓管、乳突窦及乳突小房等。外以鼓膜相隔，内以卵圆窗(前庭窗)和圆窗(蜗窗)与内耳相邻。

1.鼓膜　鼓膜介于外耳道和鼓室之间，为一卵圆形的半透明薄膜。鼓膜有三层结构：外层为复层扁平上皮，是外耳道皮肤表皮的延续；内层为单层立方上皮，与鼓室黏膜上皮相延续；中层为纤维层，在传导声波中起重要作用。

2.鼓室　每侧鼓室有三块听小骨，自外向内依次为锤骨、砧骨和镫骨(图10-89)。三块听小骨连接成一个曲折的杠杆系统，称听骨链。当声波振动鼓膜时，经听骨链使镫骨在前庭窗(又称卵圆窗)上不断摆动，从而将声波传入内耳。鼓膜和听骨链对声波的传导有减小振幅和增大对前庭窗压力的作用。

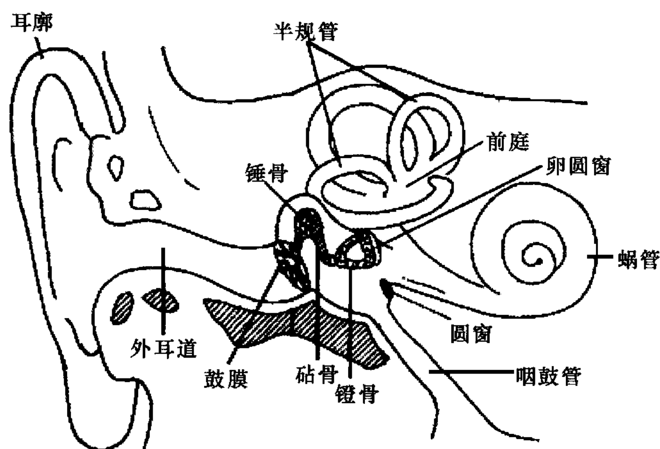


图 10-88　人耳结构示意图

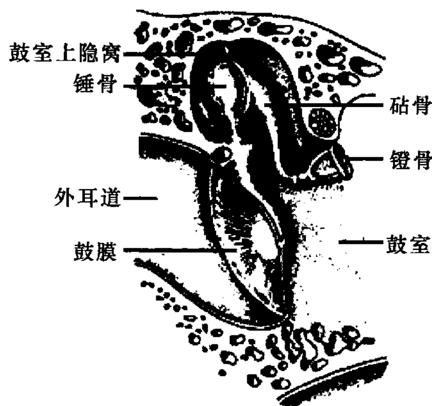


图 10-89　听小骨

3. 咽鼓管　咽鼓管是连通鼓室和咽腔的扁管(图 10-88),分骨部和软骨部,其中骨部开口于鼓室。软骨部平时闭合,仅在吞咽或呵欠时开放,从而平衡鼓室和外界的气压,以利于鼓膜准确振动。幼儿的咽鼓管短而平,腔径较大,常因咽部感染引发中耳炎。

(三)内　耳

内耳是前庭蜗器的主要部分,位于鼓室的内侧,为复杂的弯曲管道,称迷路。迷路分为骨迷路和膜迷路。骨迷路为颞骨岩部内一些相互连通的骨性隧道,由前向后分为耳蜗、前庭和半规管(图 10-88)。膜迷路为套在骨迷路内的膜性小管和小囊,其形状与骨迷路相似,由外胚层发育而来。耳蜗内的蜗管膜上的柯缔氏器是听觉感受器。前庭和半规管常合称前庭器,含有位觉感受器,其中:前庭内的膜性小管和小囊膜上的位觉斑是头部位置变动或机体作直线变速运动的感受器,而半规管内的膜上存在机体旋转变速运动的感受器。具体见第十二章第四节内容“神经调节”。

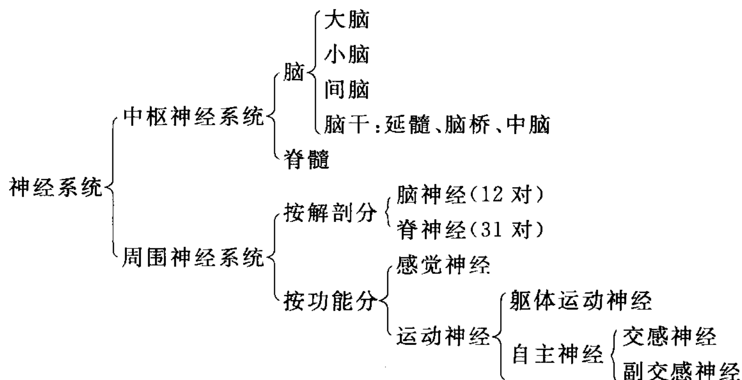
第十三节　神经系统

一、神经系统概述

神经系统是人体中占有主导地位的调节机构。全身各系统、器官、组织和细胞都是在神经系统的控制下,相互配合,完成各自的生理功能,从而保证人体内部在功能上的高度统一。

(一)神经系统的区分

神经系统可分为中枢神经系统和周围神经系统。中枢神经系统包括脑和脊髓。周围神经系统是指中枢神经系统以外的神经元和神经纤维,包括 12 对脑神经和 31 对脊神经。具体如下:



周围神经系统按其支配对象分为躯体神经和自主神经，躯体神经分布于皮肤、骨、关节和骨骼肌等，自主神经分布于平滑肌、心肌和腺体。周围神经系统按神经冲动传导的方向分为感觉神经、运动神经和混合神经，感觉神经仅含感觉神经元的纤维，运动神经仅含运动神经元的纤维，混合神经同时含有感觉和运动神经元的纤维。

（二）反射与反射弧

1. 反射　在中枢神经系统参与下，机体对内、外环境变化的刺激所作出的规律性反应称反射。反射是神经系统活动的基本方式。

2. 反射弧　反射弧由五个基本部分组成，即感受器、传入神经、反射中枢、传出神经和效应器（图 10-90）。反射弧是进行反射活动的结构基础，反射活动是通过反射弧的完整结构完成的。

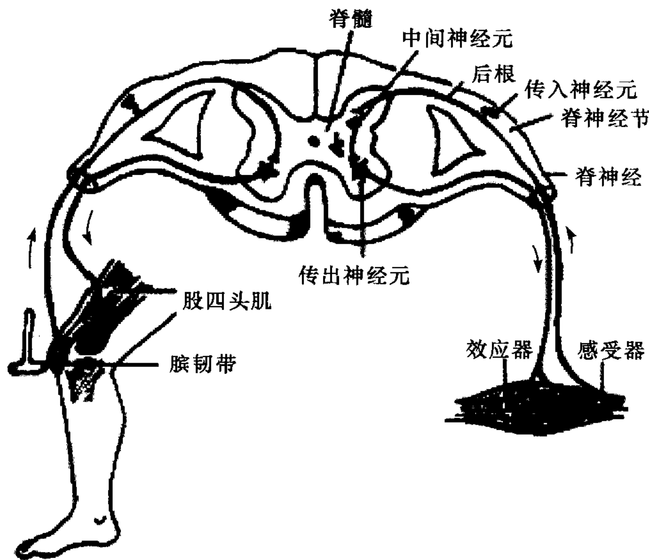


图 10-90　反射弧的构成示意图

反射弧的构成有繁有简，主要差异在于反射中枢。在最简单的反射弧中，传入神经元与传出神经元在中枢内直接相突触，即单突触反射，如膝跳反射。但在大部分反射弧中，传入神经元与传出神经元之间加入了一个或多个中间神经元；中间神经元越多，反射活动就越复杂。也就是说，当传入神经元把感受器产生的神经冲动传入中枢后，可直接通过传出神经元传出冲动，立即引起效应器反应，产生简单的反射活动；也可以通过一个或多个中间神经元中继后再作出反应；或者通过较多的中间神经元把信息贮存起来，经过分析和综合后再作出反应。机体内大多数反射活动都是以后两种方式进行的。人类的高级神经活动就是大量中间神经元参与的极为复杂的反射活动。

（三）神经系统的常用术语

1. 灰质　在中枢神经系统内，神经元胞体及其树突聚集在一起，在新鲜标本上，色泽灰暗，称灰质。在大脑和小脑表面的灰质层又称皮质。在中枢神经内，除皮质以外，机能相近的神经元细胞体聚集成的灰质块称神经核。

2. 白质　在中枢神经系统内，神经纤维聚集的部位，颜色苍白，称白质。在大脑和小脑内的白质位于皮质的深层，又称髓质。在白质中，凡起止、行程和功能基本相同的神经纤维集合在一起，称纤维束或传导束。许多传导束又集合为索、脚。

3. 网状结构　在脑和脊髓内，神经纤维交织成网，神经核散在其中的部位，称网状结构。

4. 神经节与神经　在周围神经系统内，形态和功能相似的神经元细胞体聚集成团，称神经节；神经纤维集合成束，并有结缔组织包裹，称神经。

二、中枢神经系统的组成和结构

中枢神经系统包括位于颅腔内的脑和位于椎管内的脊髓。脑包括端脑、间脑、小脑、中脑、脑桥和延髓六部分。通常将中脑、脑桥和延髓合称脑干。

（一）脊　髓

脊髓起源于胚胎时期神经管的后部，在成体中保留着神经管的基本结构。神经管的管腔发育为中央管，管壁发育为脊髓的灰质和白质等结构。

1. 脊髓的外形　脊髓位于椎管内，呈前后略扁的圆柱形，表面有几层被膜，为脑脊液包围。脊髓上端在

枕骨大孔处与延髓相连，下端变细，称脊髓圆锥。成人的脊髓圆锥终于第一腰椎下缘。脊髓圆锥以下续以无神经元细胞体的细丝，称终丝，连于尾骨（图 10-91，92）。

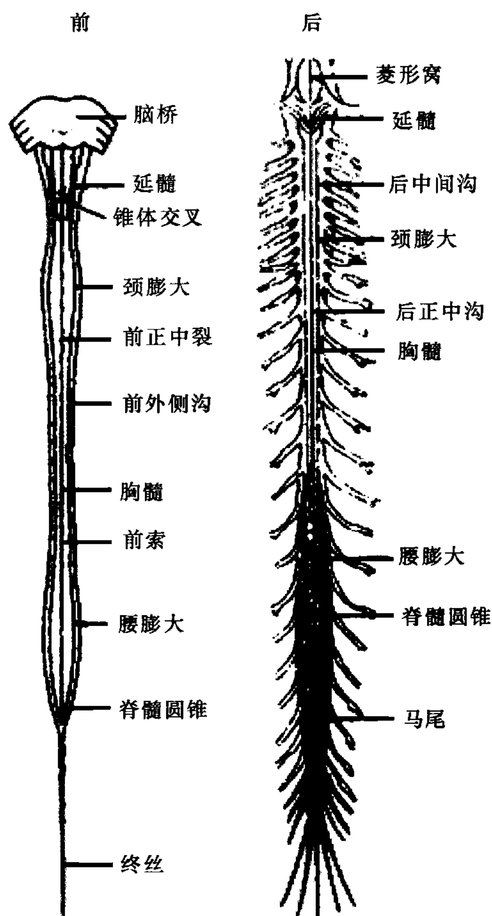


图 10-91 脊髓的外形

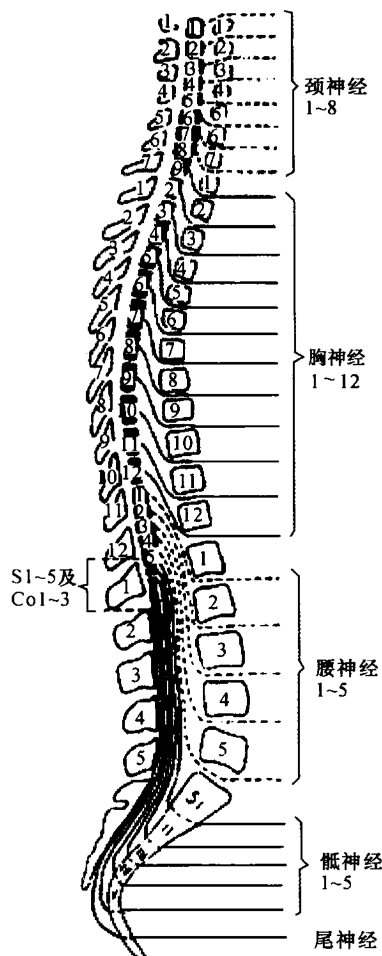


图 10-92 脊髓节段与椎骨的对应关系

脊髓表面有几条纵行的沟或裂：脊髓的前、后正中线分别有前正中裂与后正中沟，前面的左右各有一条前外侧沟，后面的左右各有一条后外侧沟（图 10-93，94）。

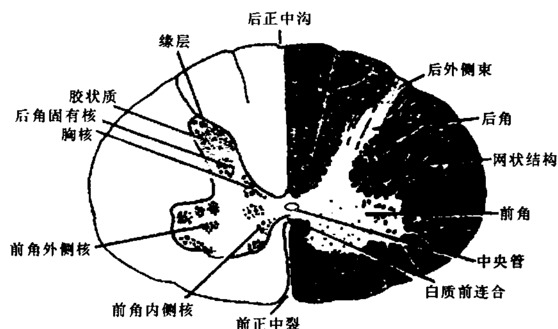


图 10-93 脊髓颈段的横切面

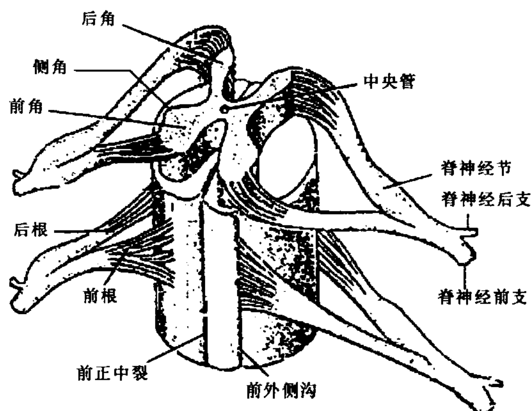


图 10-94 脊髓和脊神经

左、右前外侧沟各有一条脊神经前根发出，含运动神经纤维。左、右后外侧沟各有一条脊神经后根发出，后根上有膨大的脊神经节，内含感觉性的假单极神经元的细胞体。前、后根汇合成脊神经，由椎间孔穿出。

脊髓借脊神经根分为31个节段：颈段8节(C1～8)、胸段12节(T1～12)、腰段5节(L1～5)、骶段5节(S1～5)和尾段(Co1～3)。

脊髓全长有两处膨大，颈膨大在C5～T1节段处，腰骶膨大在L2～S3节段处。脊髓膨大内的神经元较多，与肢体发达程度有关。

2. 脊髓的内部结构　脊髓的外周为白质，中央为灰质，灰质的中央有纵贯脊髓全长的中央管，并与脑室相通，内含脑脊髓液。

(1)灰质　如图10-93,94，在脊髓横断面上，灰质呈"H"形或蝶形。每侧灰质向前伸出较宽的前角，向后伸出狭细的后角。在脊髓的胸段和上腰段，前、后角之间还有向外侧突出的侧角(又称中间带)。灰质内含有大小、形态不同的神经元，其胞体聚集为神经核。

后角较细长，尖端伸向后外侧沟。后角的细胞分群较多，主要接受脊神经后根的传入纤维和脊髓中一些下行纤维束。

在中间带外侧分布有中间外侧核。中间外侧核占据T1～L3节段的侧角，它是交感神经的节前神经元细胞体。在S2～4节段，中间带外侧相当侧角的部位有骶副交感核，由副交感神经的节前神经元胞体组成。

前角分内、外两群，内侧核群支配躯干肌，外侧核群支配四肢肌。前角含有运动神经元细胞体，其轴突自前外侧沟穿出，组成前根，支配骨骼肌。

(2)白质　在白质内，有纵行的纤维束形成了脊髓与脑或脊髓不同节段间的联系通路。脊髓与脑之间的纤维束分上行和下行纤维束。上行、下行纤维束各包括若干条纤维束，每束均有特定的起始、行程和终止部位以及相应的功能。脊髓节段内或脊髓节段间的中枢联系靠固有束，即紧贴于灰质边缘的短距离纤维束，它们参与脊髓节段内或节段间的反射。

3. 脊髓的功能

(1)传导功能　髓白质内上行纤维束，将来自躯干、四肢及大部分内脏的信息上传至脑部，同时又经下行纤维束将脑所发放的信息下传到脊髓灰质的某个或某些神经中枢，因而脊髓白质成为脑与脊髓灰质之间联系的通道。

(2)反射功能　脊髓是中枢神经系统内的低级部位，其灰质内有许多反射中枢，通过固有束和前、后根共同完成一些反射活动。例如，排便反射中枢位于骶髓，血管舒张和收缩中枢在脊髓侧角。这些反射中枢大多在脑的控制下进行活动。

(二)脑　干

1. 脑干的外形　脑干在脑中的具体位置见图10-95，脑干的延髓、脑桥和中脑的外形见图10-96。

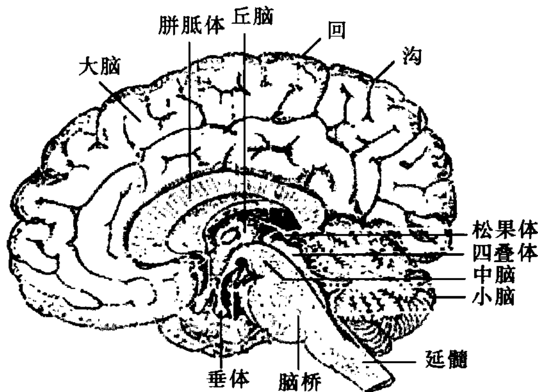


图10-95　脑内侧面(示脑干的位置)

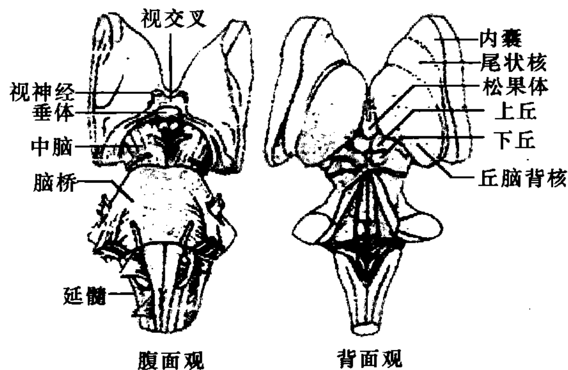


图10-96　脑干外观

2. 脑干的内部结构　脑干内部结构比脊髓复杂，其主要变化是：①很多纤维束在脑干内交叉行走，打乱

了脊髓原来的灰质柱而形成间断分布的核团。②延髓上部中央管逐渐移向背方，使脊髓的前、后角的腹背关系，到脑干变为内、外关系（图 10-97）。③脑干内出现了较发达的网状结构。所以脑干内部结构分为灰质、白质和网状结构。

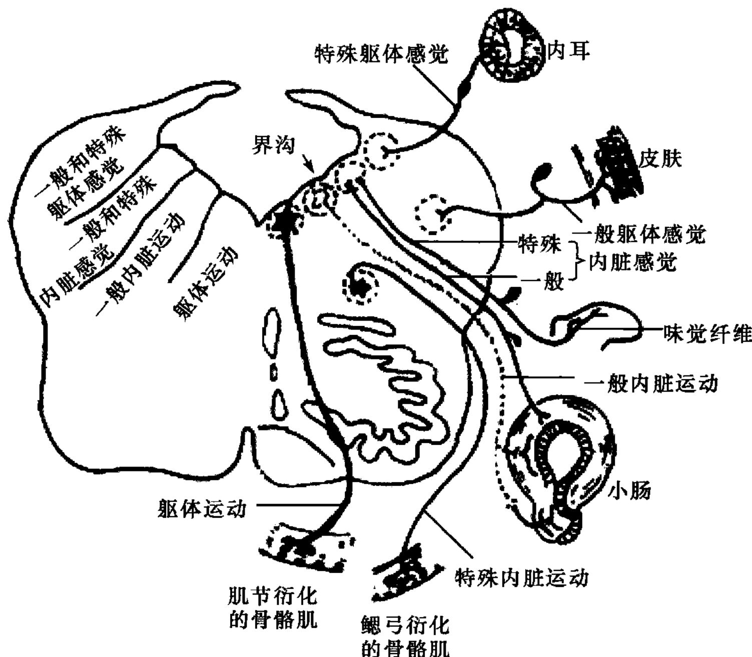


图 10-97　脑干机能柱排列位置示意图

（1）灰质　脑干内的灰质可分为脑神经核和非脑神经核两大类。脑神经核是脑干内直接与第Ⅲ～Ⅻ对神经相连的核团，分运动核和感觉核。在脑干内，机能相似的脑神经核间断排列成纵行的细胞柱，称机能柱。脑干内有 6 个机能柱，呈有规律性的排列。界沟内侧为运动柱，界沟外侧为感觉柱（图 10-97，98）。非脑神经核指与脑神经无直接联系的核团，它们是脊髓、小脑和大脑之间传导信息的中继核。

（2）白质　主要分布于脑干腹面和外侧面。分上行和下行纤维束。有联系脊髓和脑各中枢之间的作用。

（3）脑干网状结构　脑干中除脑神经核、非脑神经核及特异性长传导束外的细胞和纤维交织的区域，称网状结构。从种系发生的角度上看，网状结构被认为是比较古老的脑区，其特点是树突分支多、长、多突触。人类脑干网状结构的神经元相对集中成若干个核团。

网状结构的机能是：①调节骨骼肌张力：网状结构内有使肌张力降低的抑制区和增强肌张力的易化区，通过网状脊髓束影响脊髓前角运动神经元的活动。②调节内脏活动：在延髓网状结构有心血管运动中枢和呼吸中枢。这些区域受损，导致呼吸、循环障碍甚至危及生命，故有人称延髓为“生命中枢”。③影响大脑皮质的活动：许多上行纤维束在脑干内发出侧支至网状结构，这些纤维束所传导的特异性冲动，在网状结构中经多突触中继后，形成非特异冲动。此冲动经间脑再投射到大脑皮质的广泛区域，维持大脑皮质处于觉醒状态。

3. 脑干的组成

（1）延髓　延髓十分重要，含有多种“活命中枢”，如呼吸中枢、心血管运动中枢以及控制吞咽、咳嗽、喷嚏和呕吐的中枢等。因此延髓是维持内稳态的重要器官。许多维持生命的必要反射都通过延髓来实现。延髓和脑桥的腔是第四脑室。

（2）脑桥　在小脑下面，中脑和延髓之间有一膨大部分就是脑桥。脑桥主要是由联系延髓及其前面的神经所组成，是脑各部分联系和整合的环节。脑桥中有横向排列的神经束，和小脑相通，可协调小脑左右两半球的活动。脑桥中还含有呼吸中枢，有调节呼吸的作用。

（3）中脑　在鱼类和两栖类，中脑很重要，各种感觉信息都是从感觉（传入）神经进入中脑，在中脑整合之后，由中脑作出决定，发布指令，通过运动神经而达效应器。哺乳类的新皮质取代了中脑的许多功能，因

而中脑不发达，但其中有视觉和听觉的反射中心。狗遇强光时瞳孔收缩，听见声音时两耳竖起，这些反射中心都位于中脑。

（三）小　脑

小脑位于颅后窝，脑干背面，大脑枕叶下方。小脑以三对脚与脑干相连，其间腔隙为第四脑室。小脑是随着动物运动方式及其复杂化程度的发展而发展起来的。

1. 小脑的外形　小脑呈扁圆形，中间比较狭窄的部分称小脑蚓，两侧膨隆为小脑半球（图 10-99）。

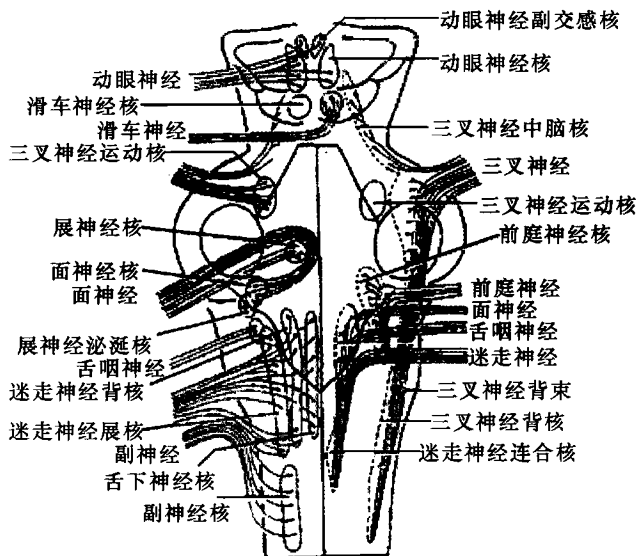


图 10-98　脑神经核在脑干背面的投影

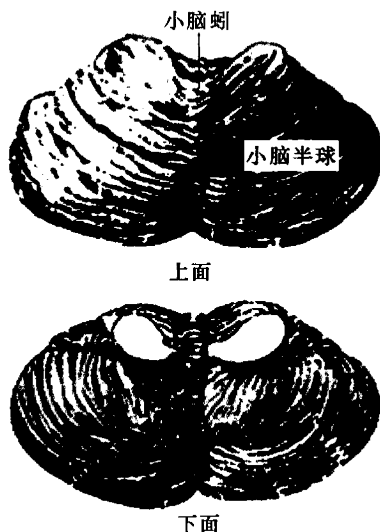


图 10-99　小脑的外形

2. 小脑的内部结构　小脑表面的灰质为小脑皮质，皮质深层的白质为髓质。髓质内的核团称小脑核，有四对，左右对称。

3. 小脑的功能　小脑是一个运动协调中枢，特别与身体平衡、姿势和运动相关。具体地说，小脑通过不同的传导途径接受来自脊髓、脑干、前庭器官和大脑皮质的各种信息，经过若干反馈回路再进一步与大脑、脑干和脊髓发生联系，其作用是协调大脑皮质发动的随意运动、调节脑干运动神经核和脊髓前角运动神经元的活动，从而协调全身各肌群的收缩活动和肌紧张。

（四）间　脑

间脑由前脑发育而来，在低等动物相对较大。在人类，由于端脑高度发展而掩盖了间脑的大部分，并且间脑的外侧部与大脑半球的深部愈合。两侧间脑之间有一狭小的第三脑室，下通中脑水管，上通大脑内的侧脑室。间脑分五个部分：背侧丘脑（或称丘脑）、后丘脑、上丘脑、底丘脑和下丘脑（图 10-100）。

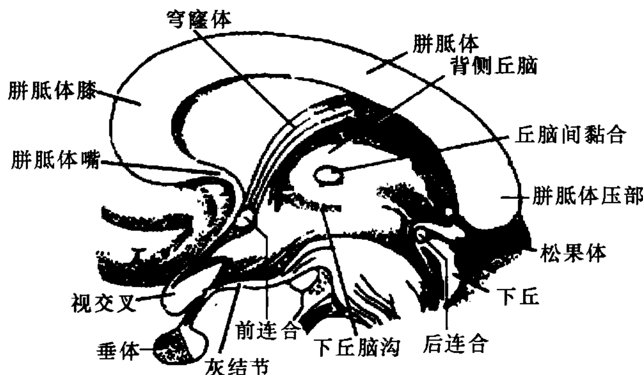


图 10-100　间脑内侧面

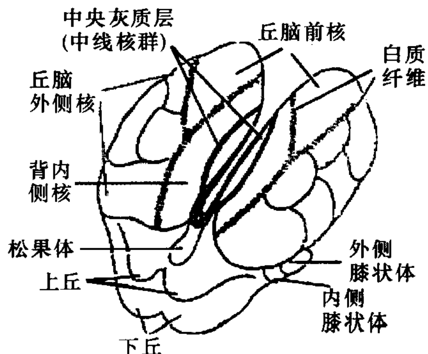


图 10-101　丘脑核群

1. 丘脑 丘脑位于间脑的背侧部，是一对卵圆形的灰质块，被“Y”形的白质纤维分为前核群、内侧核群和外侧核群(图 10-101)。前核群主要与内脏功能调节及基本情绪活动有关；内侧核群与网状结构联系密切，被认为是维持机体的警觉水平以及整合各种感觉、运动冲动的结构基础；外侧核群是全身各种感觉输入行向大脑的中继站。除嗅觉外，各种感觉传导束都在丘脑内更换神经元后，才能投射到大脑皮质的一定部位。

2. 上丘脑 位于背侧丘脑的后上方(图 10-101)，其中的松果体是内分泌腺，与机体的生物钟现象有密切关系。

3. 下丘脑 位于背侧丘脑的前下方(图 10-102)，并以下丘脑沟为界，是内脏活动整合与平衡调控的重要中枢。

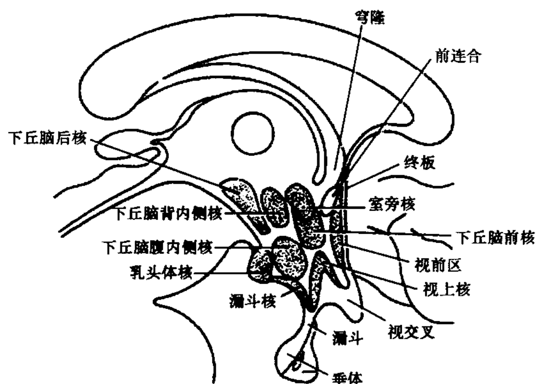


图 10-102 下丘脑的主要核团

(五)端 脑

端脑由前脑发育而来，是脑的最高级部位。端脑的两侧大脑半球借胼胝体连接。在种系发生上，鱼类和两栖类端脑主要与嗅觉相关；从爬行类开始，端脑上有更多的功能。人类端脑保留着种系演化过程中形成的各种结构，包括原皮质、旧皮质和新皮质。原、旧皮质主要与嗅觉和内脏活动相关，新皮质则调节多种生命活动。由于人类的大脑高度发达，表面形成了许多深浅不同的沟、裂，在沟、裂之间为隆起的脑回，使大脑皮质的表面积增加到约 2200cm²。在机能上控制和调节着所有大脑皮质以下的结构和周围神经的活动。

1. 大脑半球的外形和分叶 两侧大脑半球之间有大脑纵裂，纵裂底以胼胝体连接。每个大脑半球有 3 个面：膨隆的背外侧面，垂直平坦的内侧面和凹凸不平的底面。从胎龄 5 个月起，由于大脑半球皮质的各部位发育快慢不平衡，大脑半球表面出现许多隆起的脑回和下陷的脑沟。每侧半球借三条恒定的沟分为五叶(图 10-103)。三沟是外侧沟、中央沟和顶枕沟。五叶为颞叶、岛叶、额叶、顶叶和枕叶。

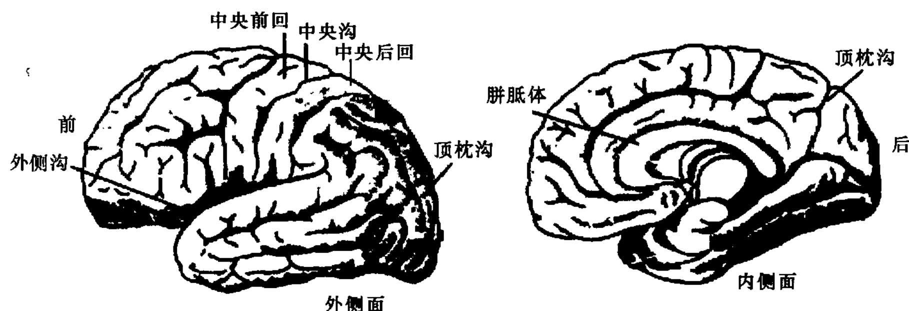


图 10-103 大脑半球

2. 大脑半球的内部结构 大脑半球表面为灰质，称大脑皮质(又称大脑皮层)。皮质深面有大量白质，称大脑髓质。在半球基底部的白质中有灰质核团，即基底核。半球内腔隙为侧脑室(图 10-104)，与其他脑室及脊髓中央管相通，内含脑脊液。

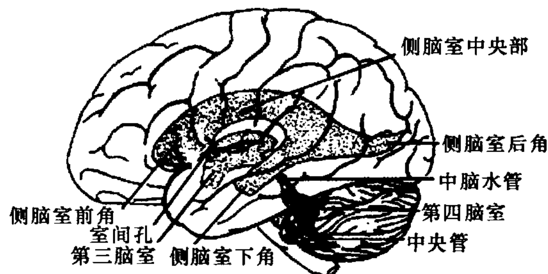


图 10-104 脑室投影

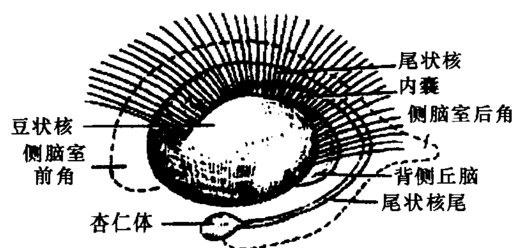


图 10-105 基底核

(1)基底核　共有四对核团(图 10-105):尾状核、豆状核、屏状核和杏仁核四对。其中,尾状核与豆状核合称为纹状体。豆状核内侧二部的苍白球在种系发生上出现较早,在鱼类已存在,称旧纹状体。尾状核和豆状核外侧部的壳发生较晚,在爬行类才开始出现,称新纹状体。纹状体是锥体外系的重要结构,较锥体系古老。在哺乳类以下的动物,纹状体是控制运动的最高中枢。在哺乳动物,由于大脑皮质的发展,纹状体退居从属地位。纹状体的主要功能在于协调肌肉运动,维持身体姿势。杏仁体其机能与内脏、行为和情绪活动有关。

(2)大脑髓质　其纤维结构较为复杂,可分为联络纤维、连合纤维和投射纤维,其中最重要的是连合纤维的胼胝体和投射纤维的内囊。

联络纤维是一侧半球内联系各回或各叶间的纤维。联系回间的短纤维称弓状纤维,联系叶间的长纤维称纤维束。

连合纤维是连接两侧大脑半球的纤维,主要有胼胝体、前连合和穹窿连合(图 10-106)。胼胝体是两侧半球间最大的连合纤维,在两半球中间形成一个弧形板,其纤维向前、后和两侧投射到皮质,联系两半球各叶,使大脑在机能上成为一个整体。胼胝体在演化中与大脑皮质发育相一致,人类的胼胝体最发达。

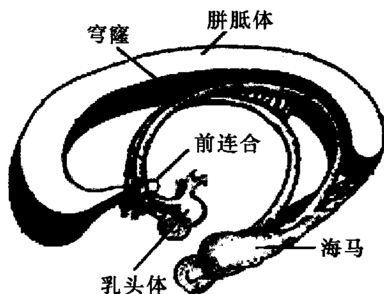


图 10-106　连合纤维示意图

投射纤维是联系大脑皮质与皮质下结构的上、下行纤维。投射纤维出入大脑半球处集中成一个宽厚的白质纤维板,称内囊。内囊是一侧半球投射纤维出入大脑的门户,损伤后可导致对侧半身感觉丧失、对侧偏瘫和双眼对侧视野偏盲,即"三偏综合征"。

3.大脑皮质的组织结构　大脑皮质覆盖于大脑表面,从结构和机能上看均为中枢神经系统最复杂的部位。人类的大脑皮质约有 26 亿个神经细胞,约占脑重的 40%。皮质的神经元大都是多极神经元。有的多极神经元的纤维较短,在皮质内细胞间传递信息;有的多极神经元的纤维较长,用于参与大脑髓质纤维的组成。多极神经元的存在,使大脑皮质内神经元之间的互相联系非常复杂和广泛,使人类大脑获得了完善的分析与综合能力,构成了语言、思维、意识和情感等活动的物质基础。

4.大脑皮质的分区和机能定位　Brodmann(1909)把大脑皮质分为 52 区(图 10-107),目前较为常用。大脑皮质是神经系统的最高中枢。各种感觉信息传向大脑皮质后,经过皮质的整合,产生特定的意识性感觉,或贮存记忆,或产生相应的冲动向下传出,调节机体活动,这些都需要大脑皮质广泛区域的参加。但不同的机能在大脑皮质相对集中在某个区域内,一般将此皮质区称为这种机能的中枢。必须明确,这些中枢仅为管理此项机能的核心部位,中枢的相邻或其他部分皮质也有类似的功能基础。如果某一中枢在结构上受损后,有关的脑区可在一定程度上代偿此项功能。除这些中枢外,大脑皮质其余大部分区域称为联络区,它们并不限于某种特定的机能,而是对各种信息进行加工整合,参与更高级的神经活动(图 10-108)。

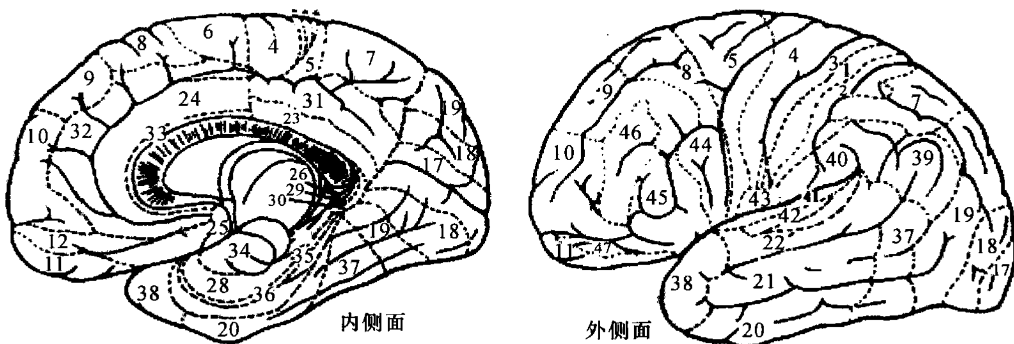


图 10-107　大脑皮质的功能分区

(1)第Ⅰ躯体运动区　位于中央前回和中央旁小叶前部,相当于 Brodmann 的 4 区和 6 区。躯体各部分的运动机能在皮质第Ⅰ躯体运动区中都有相应的中枢。该运动区在支配骨骼肌随意运动时有三个特点:

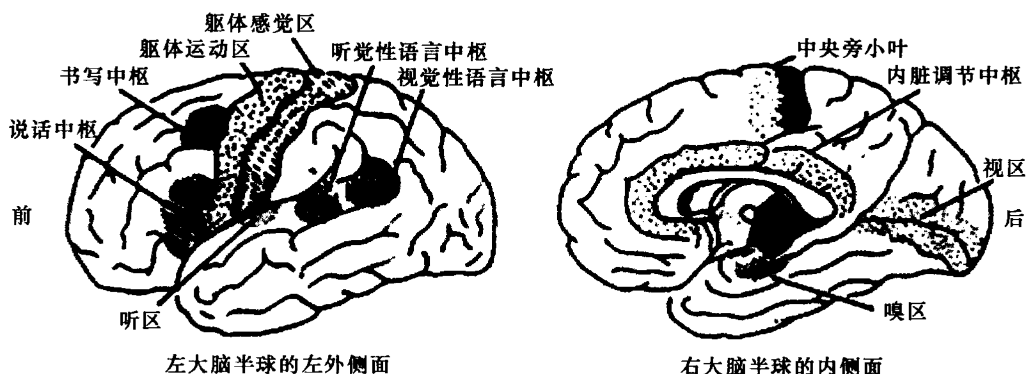


图 10-108 大脑皮层的重要中枢

①左右交叉支配。即一侧的半球运动区支配身体对侧骨骼肌的运动。

②上下倒置支配。即在空间位置上，头面部肌肉的运动中枢位于大脑皮质的底部，而足上肌肉的运动中枢位于大脑皮质的顶部，头面部本身各部位肌肉的运动中枢是不倒置的(图 10-109)。

③支配各部肌群的运动中枢面积大小与其运动的精细和复杂程度呈正相关。即肌肉的运动越复杂，对应的运动中枢面积就越大。如支配手指运动的中枢面积比支配躯干的中枢面积还大(图 10-109)。

在人类，还有第 II 躯体运动区和补充运动区。第 II 躯体运动区位于中央前、后回下方的岛盖皮质，支配上、下肢运动。补充运动区位于额上回的内侧面，即中央旁小叶的前方(图 10-108)。

(2)第 I 躯体感觉区　位于中央后回和中央旁小叶后部，相当于 Brodmann 的 3、1、2 区。此区接受的是来自经丘脑外侧核群中继的深、浅感觉冲动。躯体各部位感觉冲动向此区投射的特点：①左右交叉。②上下倒置。③投射区面积的大小与相应器官感觉敏锐程度呈正相关。如手指、唇、舌的感觉敏锐，投射区最大(图 10-110)。

人脑的第 II 躯体感觉区与第 II 躯体运动区重叠，似乎以躯干、四肢感觉为主。

(3)视区　位于枕叶内侧面距状沟两侧的皮质，17 区。视区接受投射纤维中的视辐射纤维，一侧视区受损，可引起双眼对侧视野偏盲。

(4)听区　位于颞横回，41、42 区。听区接受投射纤维中的听辐射纤维。由于一侧听辐射纤维接受了双耳的听觉冲动，故一侧听区受损，可引起双耳听力下降，但不会引起一侧全聋。

(5)嗅觉区　位于海马附近，接受嗅束的部分纤维。

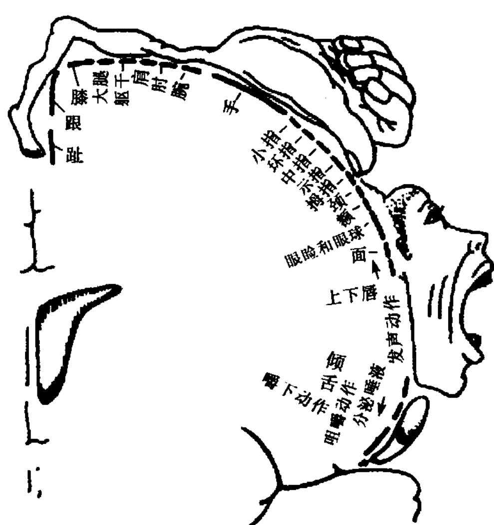


图 10-109　第 I 躯体运动区定位示意图

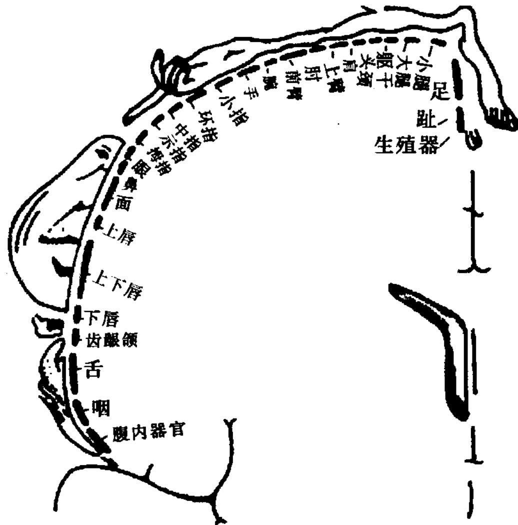


图 10-110　第 I 躯体感觉区定位示意图

(6)语言中枢　以上各中枢是高等动物与人类所共有的。此外,人类与动物的本质区别是能进行语言、思维、意识等高级神经活动,因而在大脑皮质上还存在着特有的语言中枢。一般认为,语言中枢建立在一侧大脑半球上,对右利者及大部分左利者的人来说,语言中枢都建立在左侧半球上,仅一小部分左利者语言中枢在右侧半球。语言区包括说话、听话、书写和阅读4个中枢,分别位于头面肌运动区、听区、上肢肌运动区和视区附近。

运动性语言中枢也称说话中枢。44、45区。此区受损,虽然与说话相关的肌肉未瘫痪,仍可发音,但却失去了说话能力,称运动性失语症。

听觉性语言中枢也称听话中枢。22区。该区受损,听觉无障碍,但听不懂别人说话的意思,丧失了对听觉性语言的理解能力,称感觉性失语症。

视运动性语言中枢也称书写中枢。8区。受损后,手的运动机能无碍,但不能以书写方式表达意愿,称失写症。

视觉性语言中枢也称阅读中枢。39区,靠近视区。此区受损,视觉正常,但不能理解文字符号的含义,丧失阅读能力,称失读症。

上述各个语言中枢并非孤立存在,它们之间有着密切的机能联系。并且语言机能还需要大脑皮质中诸多区域配合才能完成。人的大脑左侧半球主要与语言、意识、数学分析等机能密切相关;右侧半球则主要从事感知非语言信息、音乐、艺术等时空概念。左、右半球对语言机能同样各有其优势,它们是在配合、协调下共同完成语言活动的。

(7)调节内脏活动的中枢　动物实验表明,电刺激大脑新皮质相关部位能引起对应的内脏活动发生变化。例如,刺激4区会引起血压、呼吸、消化管和膀胱等的收缩变化;刺激6区能引起竖毛、出汗、上下肢血管舒缩反应;刺激8、19区分别引起瞳孔的扩大和缩小。

(六)边缘系统

脑桥前部、大脑和丘脑的边缘部分(包括海马体和杏仁体等)构成了边缘系统(图10-111),边缘系统不是一个解剖学单位,没有明确的界限,只是一个有一定功能的部分。它的神经元将下丘脑和大脑皮质联系起来。边缘系统在机能上与嗅觉和内脏活动有密切关系,还参与情绪(如激动、欢快、郁闷等)活动、性行为、生物节律等。边缘系统中的海马体等,还与记忆,包括短期记忆和长期记忆的建立有关。

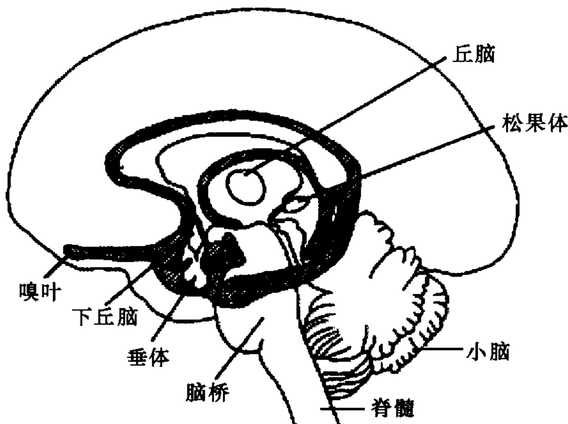


图10-111　人脑边缘系统示意图
(阴影部分为边缘系统)

(七)网状激活系统

1.组成结构　在丘脑、中脑、延髓和脑桥的深部,有由神经细胞体和纤维组成的一个很复杂的神经网,称为网状激活系统。无论是传入大脑的感觉通路,还是从大脑传出的运动通路,都要在网状激活系统中更换神经元。

2.功能

(1)在大脑与大脑以下中枢之间有传递冲动的作用。网状激活系统收到信息后立即向脑的相应部位发出信号,使这一部位活化或"醒"过来,从而发生反应。巴比妥一类安眠药的作用就是封闭网状激活系统。网状激活系统如果损伤,人就会处于昏迷状态。

(2)网状激活系统对于传入或传出的各种冲动(信息)有分辨、调节的功能。人体的各种感受器无时无刻不在向网状激活系统传入各种信息,但网状激活系统会对这些信息会进行筛选整理,使某些信息得到加强,而使另一些信息受到削弱,再传入大脑。正因为这样,所以两个人在喧哗的大街上能够进行正常的对话。但这种加强或削弱都是有程度的,如果对方的讲话声音太小,你就听不清楚;如果环境的噪音太大,两人的对话就会觉得困难。

（八）脑脊膜、脑脊液、脑血管和脑屏障

1. 脑脊膜　脑脊膜是包在脑和脊髓外面的结缔组织膜，由外向内依次是硬膜、蛛网膜和软膜三层（图 10-112）。硬膜是较厚而坚韧的致密结缔组织，其内表面有一层间皮细胞覆盖。蛛网膜与软膜之间有较宽大的腔隙称蛛网膜下隙。在软膜外表面和蛛网膜的外、内表面均被覆有单层扁平上皮。软膜的血管进入脑和脊髓内时，软膜和蛛网膜也随之伸入脑内，但软膜并不紧包血管，血管与软膜之间仍有空隙，称血管周隙，与蛛网膜下隙相通，内含脑脊液。当小血管进一步分支形成毛细血管时，软膜组织和血管周隙都消失，毛细血管则由星形胶质细胞突起所包裹。因此说，脑脊膜对脑和脊髓具有保护、支持和营养等功能。

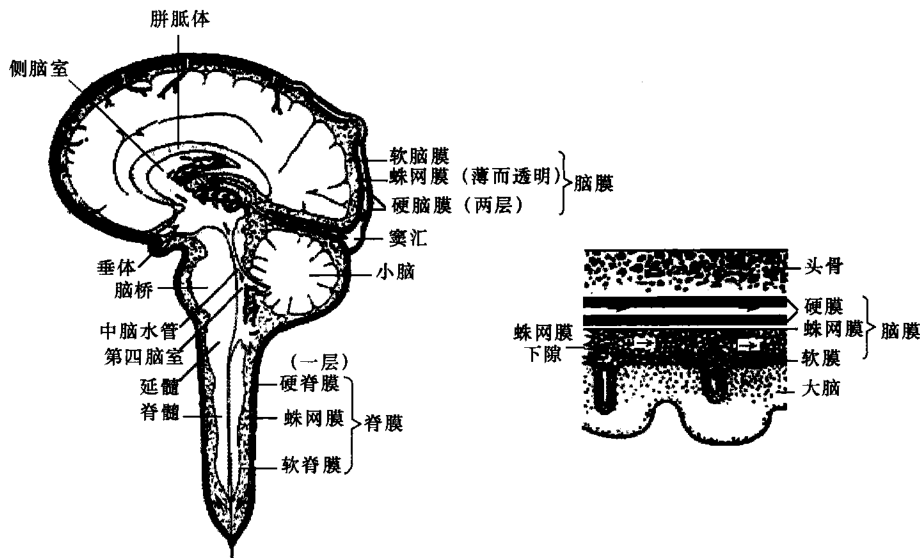


图 10-112　脑脊膜和脑脊液循环示意图（左）及脑膜结构模式图（右）
（“→”示脑脊液的流动及其方向）

2. 脑脊液及其循环　脑脊液由脑室内的脉络丛产生，存在于大脑半球内的两个侧脑室、间脑中的第三脑室、中脑内的水管、延髓脑桥背面以及小脑之间的第四脑室、脊髓的中央管中。脉络丛是由脑脊膜上的血管和室管膜细胞突入脑室而形成的。脑脊液为无色透明的液体，总量约 150mL，相当于淋巴液，处于不断产生、循环和回流的平衡状态。它对中枢神经系统起缓冲、保护、营养、运输代谢产物以及维持正常颅内压的作用。若脑脊液循环受阻，可引起脑积水或颅内压增高、脑组织受压移位等。

3. 脑的血供应　脑的血液是由两对动脉供应的，从主动脉射出的动脉血液有 15% 进入脑。平均每分钟约有 750mL，血液流经脑组织。

4. 脑屏障　中枢神经系统内神经元要维持正常的生理机能，要求周围必须有一个相对恒定的环境。即在血液与脑组织及脑脊液之间存在着一种屏障，称脑屏障，血浆中的物质要进入脑组织，必须受到脑屏障严密的选择和限制。脑屏障由三部分构成：①血一脑屏障；②血一脑脊液屏障；③脑脊液一脑屏障。这些屏障结构都是由毛细血管内皮、室管膜细胞和神经胶质细胞等组成的，而这些层次的细胞对不同物质都具有一定的选择通透性。

三、周围神经系统

周围神经系统是由中枢神经系统以外的神经细胞和神经纤维所组成的，其一端与脑和脊髓相连，另一端通过各种末梢装置与身体其他各器官、系统相联系。它包括神经节、脊神经、脑神经和自主神经系统。

（一）神经节

神经节外包结缔组织的膜，内含多个感觉或运动神经元细胞体以及大量的神经纤维、结缔组织、血管等。神经节分为脊神经节、脑神经节和自主神经节三种类型。

1. 脊神经节　脊神经节位于脊神经后根，属于假单极感觉神经节。

2.脑神经节　脑神经节也属于感觉神经节，除第Ⅷ脑神经节为双极神经元外，其他也都为假单极神经元。

3.自主神经节　自主神经节包括交感和副交感神经节。交感神经节位于脊柱两旁及前方，副交感神经节则位于所支配的器官附近或器官内。神经节内的神经细胞是自主神经的节后神经元，为多极运动神经元。

（二）脊神经

脊神经与脊髓相连，主要分布于躯干和四肢。脊神经共31对。每对脊神经由与脊髓相连的前根和后根在椎间孔处合并而成。前根为运动纤维，后根为感觉纤维。根据脊神经的分布与功能可将其分为四种纤维成分（图10-113）。

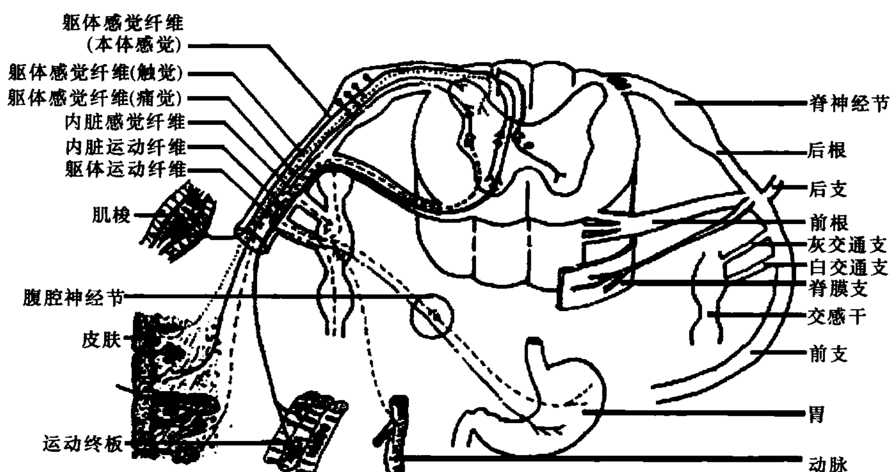


图10-113　脊神经的组成和分布模式图

1.躯体运动纤维　是由脊髓前角运动神经元发出的纤维，分布于骨骼肌，执行躯体运动功能。

2.躯体感觉纤维　来自脊神经节内的假单极神经元，分布于皮肤、肌肉和关节的感受器。

3.内脏运动纤维　起始于全部脊髓胸节、上三个腰节的侧角细胞（C8－L3）及脊髓骶部第2～4节（S2－4）的骶副交感核，发出纤维经前根至脊神经，分布于胸腔和腹腔的脏器、心肌、平滑肌和腺体。

4.内脏感觉纤维　来自脊神经节的假单极神经元，中枢突自后根入脊髓，周围突分布于胸腔和腹腔的脏器、心血管和腺体的感受器。

脊神经干很短，出椎间孔后立即分为前支、后支、交通支及脊膜支。

（三）脑神经

脑神经与脑相连，共12对。依次命名为：Ⅰ嗅神经、Ⅱ视神经、Ⅲ动眼神经、Ⅳ滑车神经、Ⅴ三叉神经、Ⅵ展神经、Ⅶ面神经、Ⅷ前庭神经、Ⅸ舌咽神经、Ⅹ迷走神经、Ⅺ副神经、Ⅻ舌下神经。脑神经主要分布于头面部，部分还分布到胸、腹腔脏器和颈、背部等处。具体分布和功能见表10-1。

表10-1　脑神经的分布和功能

顺序及名称	神经类型	相连的脑	分　布	损　伤　症
Ⅰ嗅神经	内脏感觉	端脑	鼻腔嗅黏膜	嗅觉障碍
Ⅱ视神经	躯体感觉	间脑	眼视网膜	视觉障碍
Ⅲ动眼神经	躯体运动	中脑	眼球肌、上睑提肌	眼外斜视，上睑下垂
	副交感	中脑	瞳孔括约肌，睫状肌	对光及调节反射消失
Ⅳ滑车神经	躯体运动	中脑	上斜肌	眼不能外下斜视

续　表

顺序及名称	神经类型	相连的脑	分　布	损　伤　症
Ⅴ三叉神经	躯体感觉	脑桥	头面部皮肤、口腔、鼻腔黏膜、牙及牙龈、眼球、硬脑膜的一般感觉;咀嚼肌本体感觉	感觉障碍
	躯体运动		咀嚼肌等	咀嚼肌瘫痪
Ⅵ展神经	躯体运动	脑桥	外直肌	眼内斜视
Ⅶ面神经	躯体运动	脑桥	面部表情肌、颈阔肌、茎突舌骨肌、二腹肌后腹	额纹消失,眼不能闭合、口角歪向健侧、鼻唇沟变浅
	副交感		泪腺、下颌下腺、舌下腺及鼻腔和腭的腺体	分泌障碍
	内脏感觉		舌前 2/3 味蕾	味觉障碍
Ⅷ前庭神经	躯体感觉	脑桥、延髓	壶腹嵴、球囊斑和椭圆囊斑	眩晕、眼球震颤等
	躯体感觉		耳蜗螺旋器	听力障碍
Ⅸ舌咽神经	副交感	延髓	腮腺	分泌障碍
	内脏感觉		咽、鼓室、咽鼓管、软腭、舌后 1/3 的黏膜、颈动脉窦,颈动脉小球	咽后与舌后 1/3 感觉障碍,咽反射消失
	躯体感觉		耳后皮肤	
Ⅹ迷走神经	副交感	延髓	胸、腹腔内脏平滑肌、心肌、腺体	心动过速、内脏活动障碍
	躯体运动		咽喉肌	发音困难、声音嘶哑、发呛、吞咽障碍
	内脏感觉		胸、腹腔脏器、咽喉黏膜	
	躯体感觉		硬脑膜、耳廓及外耳道皮肤	
Ⅺ副神经	躯体运动	延髓	咽喉肌、胸锁乳突肌、斜方肌	一侧胸锁乳突肌瘫痪,头无力转向对侧,双侧瘫痪则不能仰头;斜方肌瘫痪导致肩部下垂、抬肩无力
Ⅻ舌下神经	躯体运动	延髓	舌内肌和舌外肌	舌肌瘫痪、萎缩、伸舌时舌尖偏向患侧

(四)自主神经系统

自主神经有感觉和运动两种纤维成分。由于自主感觉神经与躯体感觉神经在形态上差异较少,所以有学者将内脏感觉纤维归为周围神经系统,这样自主神经系统只指内脏运动纤维部分了。自主运动神经即为自主神经系统,又称植物性神经系统,主要分布于内脏器官、心血管及腺体,支配平滑肌、心肌和腺体的活动。自主神经系统虽然通常不受意志控制,但仍受脑的各级中枢控制,特别是在大脑皮质控制下统一调节内脏的活动,以维持机体内环境的相对平衡。自主运动神经和躯体运动神经在结构和功能上有较大差异,主要如表 10-2 和图 10-114。

根据形态和功能的不同,自主神经系统分为交感神经和副交感神经。

1. 交感神经　交感神经分中枢部和周围部。中枢部指交感神经的低级中枢,位于脊髓胸段全长及腰段 1~3 节段的灰质侧角,也称胸腰部。节前神经纤维即起胸腰部的侧角细胞。周围部包括交感神经节、交感干以及神经和神经丛。

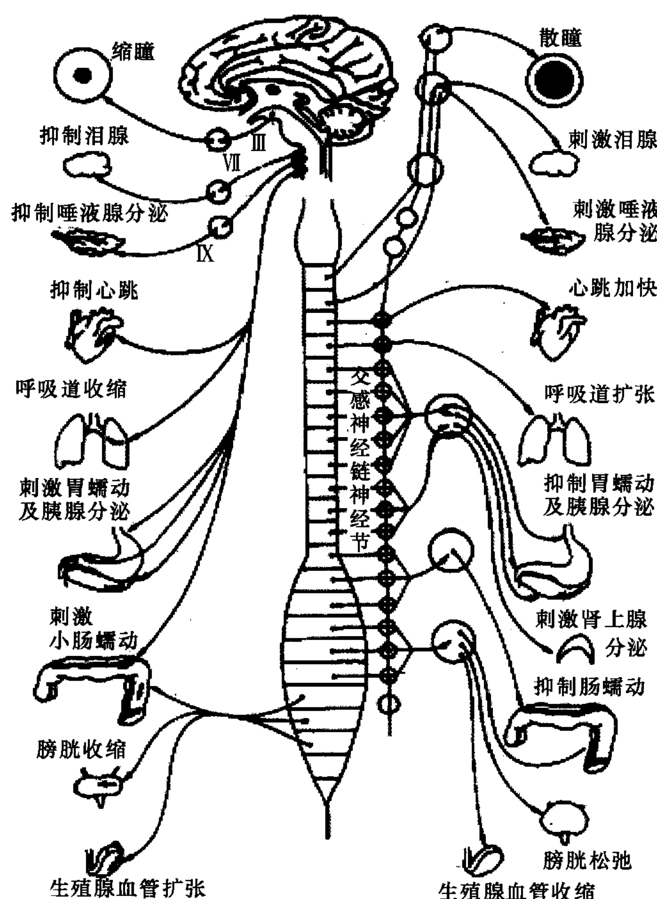


图 10-114　自主神经系统
（左：副交感神经　右：交感神经）

表 10-2　躯体运动神经与自主神经在结构和功能上的差异

区别项目		躯体运动神经	自主神经系统
功能上的自主性		不自主，受意志控制	自主性，不受意志直接控制
结构	分布和支配的对象	骨骼肌	心肌、平滑肌和腺体
	自中枢到所支配的器官是否要更换神经元	不	在自主神经节中更换一次（但支配肾上腺的神经元是从胸段直达的）
	胞体分布的部位	胞体在脑干和脊髓全长的灰质前角	节前神经元的胞体在脑干和脊髓胸、腰段的侧角及骶段的骶副交感核，节后神经元的胞体在自主神经节中
	神经纤维是否有髓	有	节前纤维有，节后纤维无
	含有一、两种纤维	只有一种	含有两种，即交感和副交感，且大多内脏都同时接受功能相反的两种神经纤维支配

2. 副交感神经　副交感神经也分为中枢部和周围部。中枢部指低级中枢，是位于脑干的副交感神经核和骶髓第 2～4 节段灰质的骶副交感核，合称颅骶部。周围部是指副交感神经节和节后神经纤维。

3. 交感神经和副交感神经的比较　如表 10-3 所示，交感与副交感神经的机能是对立统一的，在大脑皮

质和各级自主神经中枢统一协调下使机体保持正常机能。自主神经中枢除脊髓内自主神经的节前神经元和脑干中的副神经核外，脑干内尚有许多重要的内脏活动中枢，如呼吸、心血管中枢等。此外，下丘脑有许多核，上与大脑皮质联系，下与脑干网状结构、脑干副交感神经核和脊髓的自主神经节前神经元联系。下丘脑是大脑皮质控制内脏活动的皮质下高级中枢。大脑半球内侧面的边缘皮质与杏仁体等均与下丘脑有联系，可调节内脏活动。

表 10-3　交感神经和副交感神经的比较

<table>
<tr><th colspan="3">比较项目</th><th>交感神经</th><th>副交感神经</th></tr>
<tr><td colspan="3">中枢部位的不同</td><td>脊髓胸腰部灰质侧角</td><td>颅骶部的副交感核</td></tr>
<tr><td colspan="3">周围神经节的部位不同</td><td>交感神经节位于椎旁和椎前</td><td>副交感神经节位于所支配的器官附近或器官壁内</td></tr>
<tr><td colspan="3">节前神经元与节后神经元的比例</td><td>一个交感神经节前神经元的轴突可与许多节后神经元形成突触，因而作用范围广泛</td><td>一个副交感神经节前神经元的轴突只与少数节后神经元形成突触，故作用范围较小</td></tr>
<tr><td colspan="3">分布范围不同</td><td>较广。遍及胸腹腔脏器，头、颈部各器官，全身血管、皮肤的汗腺和竖毛肌等</td><td>较小。一般认为，大部分的血管、汗腺、竖毛肌、肾上腺髓质均无分布</td></tr>
<tr><td rowspan="10">对同一器官的作用效果不同</td><td colspan="2">心脏</td><td>心跳加快、加强</td><td>心跳减慢、减弱</td></tr>
<tr><td rowspan="2">血管</td><td>冠状动脉</td><td>舒张</td><td>收缩</td></tr>
<tr><td>大部分血管</td><td>皮肤及内脏小血管收缩</td><td>无</td></tr>
<tr><td rowspan="2">消化管</td><td>腺体</td><td>唾液腺分泌少量的黏稠唾液，抑制肝、胰分泌</td><td>唾液腺分泌大量的稀薄唾液，促进肝、胰分泌</td></tr>
<tr><td>平滑肌</td><td>降低平滑肌紧张度、抑制胃肠蠕动</td><td>升高平滑肌紧张度、增强胃肠蠕动</td></tr>
<tr><td colspan="2">支气管</td><td>平滑肌舒张</td><td>平滑肌收缩</td></tr>
<tr><td colspan="2">膀胱</td><td>贮尿（尿道内括约肌收缩，膀胱平滑肌松弛）</td><td>排尿（尿道内括约肌松弛，膀胱平滑肌收缩）</td></tr>
<tr><td colspan="2">眼球</td><td>瞳孔开大</td><td>瞳孔缩小</td></tr>
<tr><td colspan="2">皮肤</td><td>汗腺分泌，竖毛肌收缩</td><td>无</td></tr>
</table>

（五）传导路

传导路一般是指最高级中枢（通常是指大脑皮质）与感觉器或效应器之间传导神经冲动的通路。它是由若干神经元借突触连接而成的神经元链，是复杂反射弧的一部分。在神经系统内存在着感觉（或称上行）传导路和运动（或称下行）传导路两大类。由感受周围神经传入中枢后，经过几次中继，最后到达大脑皮质，产生感觉的神经冲动传导通路称为感觉传导路。由大脑皮质发出纤维，直接或经过中继终止于脑干或脊髓运动神经元，再由脑干或脊髓运动神经元发出纤维，经周围神经传至效应器的神经冲动传导通路称运动传导路。

传导路不能理解为单纯的神经元的连接，现已发现运动传导路在下降过程中，发出侧支形成返回的上行纤维，构成反馈环路（图 10-115）；感觉传导路中有来自高位中枢的下行纤维至低级中枢，与各级中枢联络形成反射路径。传导路中的各级中枢，其作用并不是简单地传送或中继信息，而是各自有一定的分析综合和控制能力。

通常把不经过大脑皮质的神经冲动路径称反射通路。

1. 感觉传导路　感觉可分躯体感觉和内脏感觉。躯体感觉又分为一般与特殊躯体感觉两类，一般躯体感觉包括深感觉和浅感觉（痛觉、温觉、触觉和压觉等）；特殊躯体感觉包括视觉、听觉和平衡觉。内脏感觉也可分为一般与特殊内脏感觉，特殊内脏感觉是指味觉和嗅觉。以下仅对躯体感觉传导路作一简介。

(1)深感觉传导路 深感觉又称本体感觉,是指肌、腱、关节等运动器官,本身在不同状态(运动或静止)时产生的位置觉、运动觉和震动觉等。本体感觉传导路有意识性和非意识性两种。

意识性本体感觉传导路是将深感觉信息,经中继传至大脑皮质,引起意识性感觉;本通路还具有传导皮肤精细触觉(如辨别两点之间距离和物体的纹理粗细等)的作用。本通路由三级神经元构成。第一级神经元细胞体位于脊神经节中,第二级神经元细胞体位于脊髓或脑干的灰质中,第三级神经元细胞体位于间脑的灰质中。

非意识性本体感觉传导路是为传入小脑的非意识性本体感觉传导通路的反射性路径。本通路由二级神经元构成。第一级神经元细胞体位于脊神经节中,第二级神经元细胞体位于脊髓的灰质中。

(2)浅感觉传导路 浅感觉传导路包括躯干、四肢的痛觉和温度觉传导路,躯干和四肢的粗触觉传导路,视觉传导路,听觉传导路和平衡觉传导路等类型。浅感觉传导路由三级神经元组成。

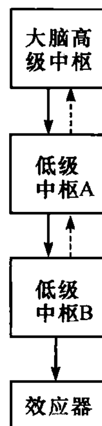


图 10-115 传导路兴奋传导反馈

2. 运动传导路 从所支配的器官来说,可分为支配骨骼肌的运动和支配平滑肌的运动两大类。支配平滑肌的运动在交感和副交感神经部分已作过介绍。支配骨骼肌运动的传导路可分为锥体系和锥体外系。

(1)锥体系 锥体系主要管理骨骼肌的随意运动,尤其是高度精细的技巧性随意运动,在进化上是随大脑新皮质的出现才有的,只见于哺乳类,在人类特别发达。锥体系由上运动神经元和下运动神经元组成。上运动神经元的胞体位于中央前回和中央旁小叶前部的皮质,它们的轴突组成下行传导束。下运动神经元则是脑神经运动核和脊髓前角的神经细胞,它们的轴突分别组成脑神经和脊神经中的躯体运动纤维,支配骨骼肌。

(2)锥体外系 锥体外系是指锥体系以外管理骨骼肌运动、张力和协调活动的下行路径,其中也包括有上行纤维构成返回大脑皮质的反馈环路。在种系发生上,锥体外系出现较早,在鱼类已存在,鸟类以下的锥体外系管理所有的运动。哺乳动物由于大脑的发达和锥体系的出现,锥体外系处于从属和辅助的地位。

在人类,锥体外系的主要机能是调节骨骼肌张力、协调骨骼肌活动、维持和调整体态姿势、习惯性动作(如走路时上肢的摆动)等,而锥体系主要是与随意运动,特别是与四肢远小群肌肉(如手肌)的精细活动有关。

大脑皮质对骨骼肌的管理虽是通过锥体系和锥体外系两条路径来完成的,但两者在结构和功能上是不能截然分开的,只有在锥体外系对肢体骨骼肌给予适宜的肌张力和协调的情况下,锥体系才能执行其精细的随意活动。

第十一章　动物界的基本类群和分类

地球上现有的动物种类约有150万种。目前国内外学者对动物的分类系统及各门动物在进化系统上的地位持有不同的见解，并随着人们对动物界认识的不断深入，会根据新的发现、新的标准和新物种的产生，不断提出新的观点，因而没有也不可能有一个定型的分类系统。但因为动物系统演化过程中存在着阶段性、转折性的特点，因而存在关键的动物门类，即传统的十大门类：原生动物门、多孔动物门、腔肠动物门、扁形动物门、线形动物门、环节动物门、软体动物门、节肢动物门、棘皮动物门和脊索动物门。其中，按两界分类系统，原生动物门隶属动物界；而按五界或六界分类系统，原生动物门应归属于原生生物界。

第一节　概　述

一、动物的繁殖方式

（一）无性繁殖

无性繁殖的特点是：参加产生后代的只有一个亲体，这种最原始的方式在原生动物和低等多细胞动物中最为普遍。在动物界中，无性繁殖通常有分裂生殖和出芽生殖。

原生动物（单细胞动物）的无性繁殖以分裂生殖最为常见，包括二分体分裂和多分体分裂，此外还有孢子生殖。二分体分裂就是一个细胞个体均等横裂或纵裂成两个新个体。多分体分裂又称裂体生殖，就是一个个体的细胞核通过多次核裂形成许多子核，然后质裂，形成多个新个体。

多细胞动物进行类似单细胞的无性分裂则少见，只有少数蠕虫形动物中可以发现一些例子。

低等多细胞动物（海绵动物和腔肠动物）和少数脊索动物（海鞘），还能进行出芽生殖，即由亲体上生出一个微小的原始体——芽体，然后脱离亲体形成一个独立的新个体。有些动物由亲体上生出芽体，长成新个体，但不脱离亲体，结果形成群体，如薮枝螅。

（二）有性繁殖

有性繁殖的其特点是：由两个亲体分别产生各自的生殖细胞，两两结合形成合子再发育成新个体的过程。在动物界中，有接合生殖、配子生殖和孤雌生殖3种方式。

1. 接合生殖　只存在于原生动物的纤毛虫类，它们进行生殖时，并不产生生殖细胞，只是两个亲体互相紧接，交换它们的部分核物质，然后分开，各自再以横裂方式进行无性繁殖。

2. 配子生殖　有同配生殖、异配生殖和卵式生殖3种类型（详见第九章第二节“植物的繁殖”）。其中，同配生殖和异配生殖只存在于原生动物的部分类群中，如植鞭亚纲中的一些动物。多细胞动物在繁殖季节都能产生精子或（和）卵细胞进行卵式生殖。

雌雄同体的动物能产生精子和卵细胞，但绝大多数这类动物不会自体受精，如一个水螅在不同的时间里产生精子和卵细胞；蚯蚓排卵于黏液管中，当黏液管移至纳精囊孔时与异体精子受精（见环节动物的生殖）。但也有极少数的动物如寄生性的绦虫只能进行自体受精。

3. 孤雌生殖　有些动物的卵不经过受精就发育成一个新个体，故又称单性生殖，如蚜虫、水蚤和蜜蜂等少数动物。

4. 幼体生殖　扁形动物的吸虫类，在幼体阶段进行有性生殖。

5. 世代交替　一个动物个体在性成熟时进行有性生殖产生的新个体，生长到一定阶段又进行无性生殖（1至多代），这种有性世代和无性世代反复有序的交替过程就称为世代交替。原生动物和腔肠动物，以及蚜虫和水蚤等有世代交替现象。有的世代交替发生在动物的一个生命周期中，如海月水母和薮枝螅；有的

世代交替发生在动物的年周期中，如水螅，在春夏季节以及外界生活环境优越时进行多代无性繁殖，在秋季或外界生活环境不利时进行有性繁殖产生受精卵，分裂分化形成一个原肠胚并在外周形成一层角质保护壳而成为休眠体。

二、多细胞动物胚胎发育的重要阶段

（一）卵细胞和受精卵

卵细胞是雌性生殖细胞，卵细胞与精子结合成为受精卵，受精卵是新个体发育的起点。卵细胞和受精卵都具有极性。

1. 极性的原因　一般是由于细胞质的成分、细胞核的位置和卵黄分布的不均匀。卵黄的成分主要有蛋白质和脂类，还有少量的糖类、色素、维生素和酶等，其中的蛋白质主要有磷蛋白和硫蛋白。

2. 极性的区分　分为动物极和植物极。次级卵母细胞分裂产生第二极体和卵细胞，释放极体的卵细胞那个位点，称为“动物极”（图 11-1）。卵内一般含有大量的卵黄，根据卵黄的多少可将卵分为少黄卵、中黄卵和多黄卵。动物极那端的卵黄相对要少一些，而植物极那端的卵黄相对要多一些。

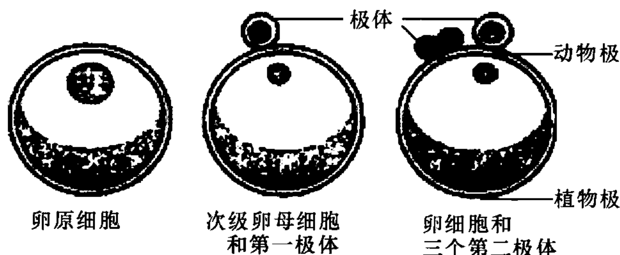


图 11-1　卵的极性

（二）卵裂的形式

受精卵进行卵裂形成囊胚。与一般细胞分裂不同的是，卵裂的细胞周期短，而且只分裂不长大：细胞周期中的 G_1 和 G_2 期几乎没有，甚至不存在；每次分裂之后，新的细胞未长大，又继续进行分裂，因此分裂成的细胞越来越小，形成的囊胚与受精卵一般大小。

由于不同类动物卵细胞内卵黄多少及其在卵内分布情况的不同，卵裂的方式也不同，如图 11-2 所示。

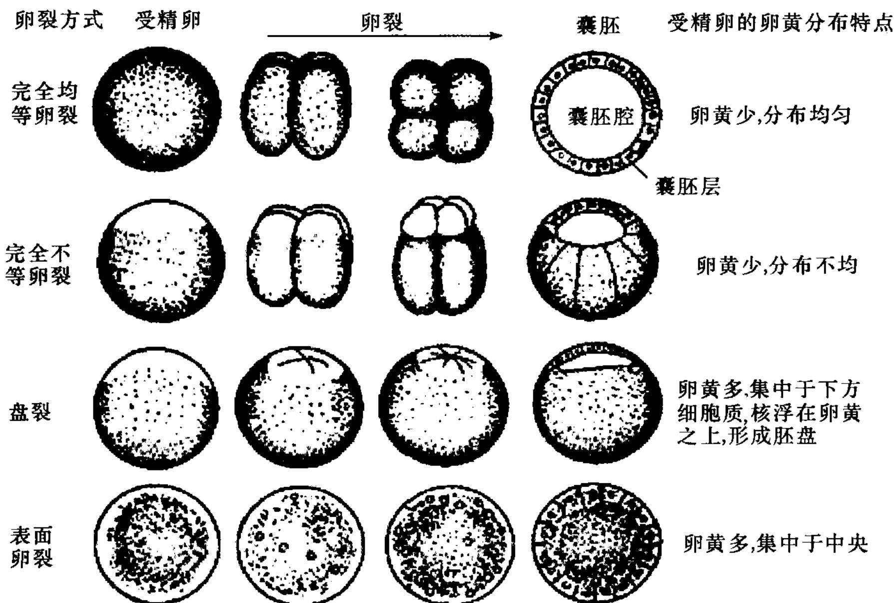


图 11-2　卵裂和囊胚形成示意图

1.完全卵裂 多见于少黄卵,有等裂和不等裂之分。在分裂时,卵细胞分裂为完全分离的两个单个细胞。分裂的子细胞形状大小相同的叫等裂,多见于卵黄较少、分布较均匀的海胆、文昌鱼等的卵。如果分裂成的子细胞大小不等,则称为不等裂,如海绵动物、蛙类等,由于卵黄分布不均,分裂面偏向于动物极。

2.不完全卵裂 这类卵裂只能发生在发育的初期。有盘裂和表裂两种类型,多见于多黄卵。卵黄多,分裂受阻,受精卵只在不含卵黄的部位进行分裂。如乌贼、鱼、爬行类和鸟类的卵,由于卵黄多而细胞质和核又集中于卵的一端,因而分裂区只限于胚盘处,这种卵裂称为盘裂。如昆虫卵的大量卵黄集中于中央,分裂区只限于卵的表面,这种卵裂称为表裂。

卵裂方式的不同,往往会影响到胚胎后期的发育。以全裂为例,主要依赖于卵子的空间结构及其卵黄含量。卵裂球在胚胎中排列成特定的几何构象。一般前两个分裂平面始于动物极,止于植物极(图 11-3)。前两次卵裂是互相垂直的经裂,形成 4 个细胞期;第 3 次卵裂是纬裂,形为 8 个细胞期。完全卵裂还有辐射形卵裂和螺旋形卵裂(图 11-4)。

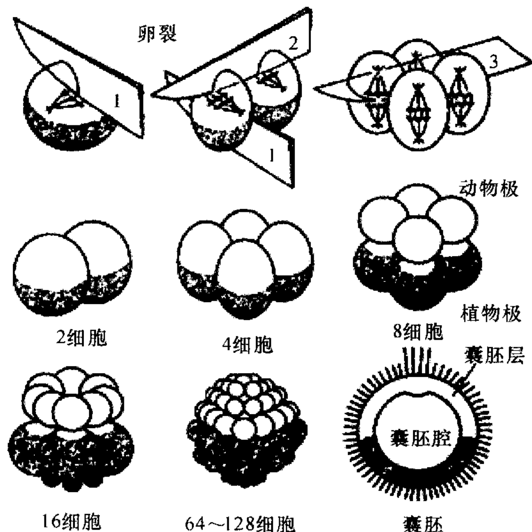


图 11-3 海胆胚胎发育的模式(示经裂和纬裂)

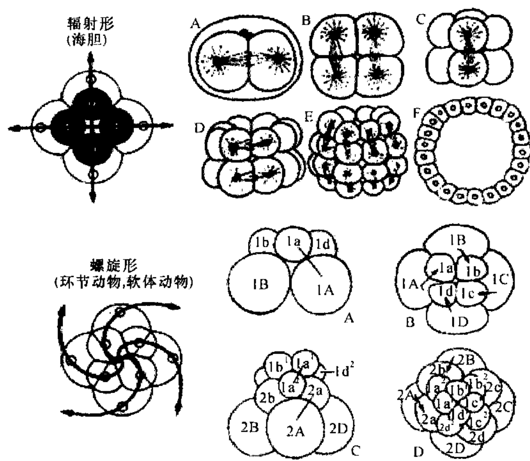


图 11-4 辐射形卵裂和螺旋形卵裂

(三)囊胚的形成

卵裂的结果,起初形成实心的桑葚胚,后来内部细胞外移形成中空的球状胚,称为囊胚(图 11-2),囊胚中间的腔称为囊胚腔,囊胚壁的细胞层称为囊胚层。

(四)原肠胚的形成

囊胚进一步发育进入原肠胚形成阶段,此时胚胎分化出内、外两胚层和原肠腔。原肠胚的形成过程在各种动物中有所不同,其方式有以下五种(图 11-5):

1.内陷 由囊胚植物极细胞向内陷入,最后形成 2 层细胞,在外面的称为外胚层,向内陷入的一层为内胚层。内胚层所包围的腔,将形成未来的肠腔,因此称为原肠腔。原肠腔与外界相通的孔称为原口或胚孔。由原口发育成口的动物称为原口动物,由原口发育成肛门的动物称为后口动物。

2.内移 由囊胚一部分细胞移入内部形成内胚层。开始移入的细胞充填于胚腔内,排列不规则,接着逐渐排成一层内胚层。有的移入时就排列成内胚层。这样的原肠胚没有孔,以后在胚的一端开一胚孔。

3.外包 动物极细胞分裂快,植物极细胞由于卵黄多分裂极慢,结果动物极细胞快速分裂产生大量细胞并逐渐向下包围植物极细胞,形成外胚层,被包围的植物极细胞成为内胚层。

4.分层 囊胚的细胞分裂时,细胞沿切线方向分裂,这样向着囊胚腔分裂出的细胞为内胚层,留在表面的一层为外胚层。

5.内转 通过盘裂形成的囊胚,分裂的细胞由下面边缘向内转,伸展成为内胚层。

对于大多数动物而言,胚胎原肠的形成往往是这些基本模式综合发生的。比较常见的是内陷与外包同时进行,分层与内移同时进行。

(五)中胚层及体腔的形成

自扁形动物开始有了中胚层,并从环节动物、软体动物开始在中胚层之中形成了真体腔。动物的中胚层和真体腔形成的主要方式有两种:裂腔法(端细胞法)和肠腔法(体腔囊法)。

1. 端细胞法　在胚孔的两侧,内、外胚层交界处各有一个细胞分裂成很多细胞,形成索状并伸入内、外胚层之间,是为中胚层细胞。这种形成中胚层的方法称端细胞法。在中胚层之中形成的空腔即为体腔(真体腔)。由于这种体腔是在中胚层细胞之间裂开形成的,因此又称为裂体腔,这种形成体腔的方式又称为裂体腔法。除触手冠动物外,原口动物都是以端细胞法形成中胚层和体腔(图 11-6)。

2. 体腔囊法　在原肠背部两侧,内胚层向外突出成对的囊状突起,称体腔囊。体腔囊和内胚层脱离后,在内外胚层之间逐渐扩展成为中胚层,由中胚层包围的空腔称为体腔(图 11-6)。这种形成中胚层的方法称体腔囊法。因为体腔囊来源于原肠背部两侧,所以又称为肠体腔。这样形成体腔的方式称为肠体腔法。后口动物的棘皮动物、毛颚动物、半索动物及脊索动物均以这种方式形成中胚层和体腔。

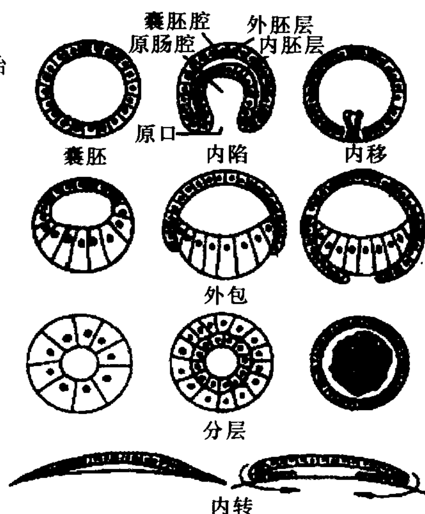


图 11-5　原肠胚形成示意图

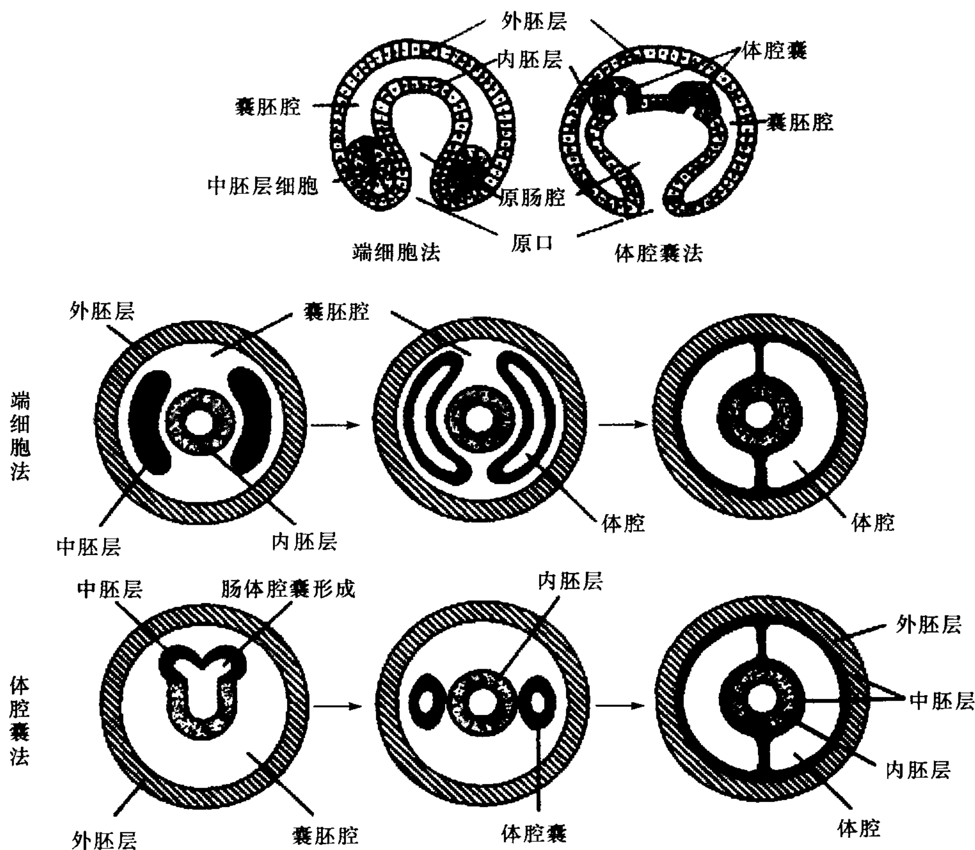


图 11-6　中胚层形成示意图

（六）神经胚

脊索动物神经胚的发育，首先形成神经板，然后同时进行中枢神经系统、脊索、中胚层和体腔的发育（图11-88）。

1. 神经板的形成　脊索动物的原肠胚形成后，胚胎背部沿中线的外胚层细胞下陷，形成神经板。

2. 神经管和中枢神经系统的发生　神经板两侧的外胚层细胞形成一对纵褶，然后两边的纵褶逐渐靠拢，并在背面愈合，形成中空的神经管；并在神经管形成过程中，逐渐进入胚胎内部而且与表面分离；而在神经管的背部，外胚层重新愈合。以后由神经管扩展成的前端发育成脑，后端延伸发育并形成脊髓。

3. 脊索的形成过程　在形成神经管的同时，原肠背面中央纵向隆起形成脊索中胚层，并最终脱离原肠形成脊索。

（七）胚层的分化和器官的形成

胚胎时期的细胞，相对地说，结构上是较简单、分化程度低和具有可塑性的。进一步发育，由于遗传性、环境、营养、激素以及细胞群之间相互诱导等因素的影响，而转变为结构复杂、异质性和稳定性的细胞。

1. 外胚层主要分裂分化形成的结构　①表皮及其衍生物，如皮肤腺、羽毛、毛、指甲、蹄、爪等皮肤衍生物。②消化道的前后两端（包括口腔、鼻腔和肛门）的内表面上皮细胞。③神经系统，感觉器官的感觉细胞。

2. 中胚层分裂分化形成动物的大部分结构　①动物的真皮及其衍生物。②肌肉。③结缔组织。④心脏、血管和血液。⑤多数动物的生殖系统、排泄器官的大部分和其他进行分泌和渗透调节的器官等。

3. 内胚层分裂分化形成的结构　①消化道中肠的上皮及原肠的突出物，如消化道衍生物——肝脏及其导管、胰腺。②呼吸道的内皮和肺、鳔。③甲状腺、甲状旁腺、胸腺。④膀胱和尿道的内皮等。

（八）胚胎的发育方式和胚后发育

动物胚胎的发育方式有卵生、卵胎生、假胎生和胎生等类型。卵生是雌体排出受精卵在体外发育并孵化为幼体的过程。卵胎生就是受精卵在母体内发育，所需营养完全来自卵自身，在排卵瞬间或排卵后不久孵化出幼体的过程。假胎生就是受精卵产在母体自己体内特殊的囊中发育、孵化，并发育一段时间后才产出的生殖方式。胎生就是哺乳类的受精卵在雌兽体内发育成幼体后通过分娩产出，在妊娠期间胎儿所需营养完全来自于母体。

动物体从卵孵化出来或从母体降生后，还要进一步生长、发育才到成年，然后逐渐进入衰老期，最后死亡。生物生长的根本原因是体内有机物的增加和积累，表现在细胞数量的增加和个体的长大。细胞分化引起生物体的发育。胚后发育可分为间接发育和直接发育两种。

1. 间接发育　又称变态发育，其幼体与成体之间在形态上、生理上甚至生活习性上都有显著的差别，并且这些差别是在短时期内完成的。如蝌蚪发育成蛙，蛆发育成蝇，孑孓发育成蚊等。间接发育的动物都是卵生或卵胎生的，而且卵很小，营养也很少，因此幼体发育可以看成是发育尚未充分的胚发育的继续。

2. 直接发育　又称无变态发育，其幼体与成体之间在形态上、生理上甚至生活环境都没有明显区别。包括人在内的绝大多数脊椎动物，以及部分无脊椎动物都是直接发育的。

三、动物体的基本结构

（一）对称类型

身体的对称类型反映了动物的主动适应环境的能力和水平。可分为以下三种类型。

1. 非对称型　如一些海绵动物、蜗牛和田螺，无法将这些动物身体切割得到相似的两个部分。

2. 辐射对称型　通过身体纵轴的任何平面切割都可得到相似的两部分，这种体制只有固着端和游离端之分。所以这类动物趋向于固着生活或行动缓慢，如水螅、水母等。

3. 两侧对称型　只有正中矢状切面才能得到两个相似的部分。绝大多数能主动运动的动物都属于此类。如各种脊椎动物。

（二）体腔类型

自扁形动物开始就有了中胚层，并且先后逐渐发展成为假体腔、真体腔的动物。因而三胚层动物可分为无体腔动物、假体腔动物和真体腔动物。

1. 三胚层无体腔　这类动物只有扁形动物、纽形动物等，它们的体壁与消化道之间充满了中胚层起源

的细胞及细胞间质构成的实质(图 11-7)。实质在体内负责物质的贮存及进行缓慢的物质传递。这几类动物的身体因此多是小型或扁平细长的,这种体形增加了身体的相对表面积,有利于细胞与外界的接触和物质交换。

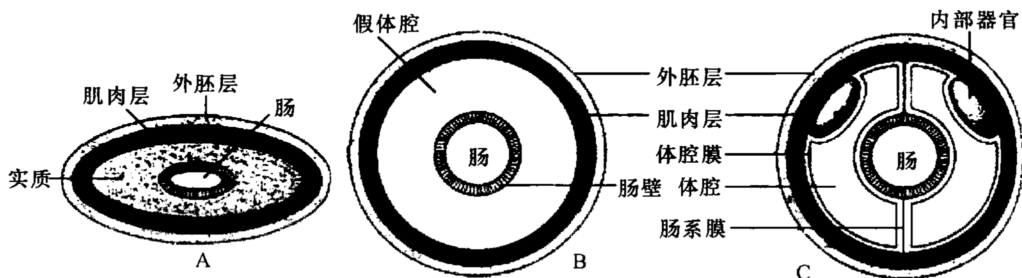


图 11-7　动物的胚层与体腔

A. 无体腔形式　B. 假体腔形式　C. 真体腔形式

2.假体腔　从进化的角度上看,假体腔是动物界中最先出现的体腔形式。

从结构上看,这种体腔的外侧壁是中胚层形成的体壁肌肉层(图 11-7),无体腔膜;而内侧壁是内胚层形成的单层上皮细胞的肠壁,没有肌肉层。

从发育的来源上看,假体腔不是由中胚层包围形成的空腔,而是胚胎的囊胚腔持续到成体形成的体腔,只不过多了体壁的肌肉层。

从功能上看,假体腔内的体腔液远比无体腔的实质优越,因为体腔液能较为有效地运输体内物质;为没有骨骼的蠕虫动物形状起到了液体静力骨骼的作用;为营养物质的贮存、积累及生殖细胞的形成提供了空间。

3.真体腔　从结构上看,真体腔动物的体壁和肠壁都有肌肉层,并有一层单细胞层的体腔膜覆盖在体壁肌肉内表面、肠壁肌肉和其他内脏器官的外表面(图 11-7)。可见,真体腔由体腔膜包围而成。从发育的来源上看,真体腔由中胚层包围并发育而成。从功能上看,真体腔的出现,使肠壁有了肌肉层,因而能自主蠕动以增加消化能力;由于体腔膜包裹内脏,可形成系膜,以固定器官在体内的位置。

(三)体节类型

胚胎及成体出现的沿身体纵轴排列的一系列相似的分段称为体节。每一体节的内、外结构有重复,如肌肉、血管、神经和刚毛等。身体分节出现在较高等的动物类群中。

体节相似的分节称为同律分节,如蚯蚓除体前端二节和末一节外,其他体节在形态上基本相似。体节与体节之间以体内的隔膜相分隔,体表相应地形成节间沟,是体节的分界。同律分节不仅是形态上的,而且表现在内部器官的排列上,即排泄系统、神经系统、循环系统等就是按体节重复排列的。

体节不相似的分节称为异律分节,如昆虫的肢体异律分节,且分部:身体分为头部、胸部和腹部。随着身体的分部,器官趋于集中,机能也相应分化。如昆虫的头部是取食和感觉中心,胸部是运动中心,腹部则是生殖及代谢中心。脊椎动物的脊椎骨和脊神经有明显分节现象,陆生脊椎动物腹部仍保留分节的肌节。

动物身体分节,既提高了运动的灵活性和准确性,节约了能量的消耗;又促进了身体各部位内部结构和生理上的分化和分工。

(四)头部形成

头部明显出现的现象称为头部形成,主要出现在两侧对称的动物中。头部的出现伴随神经和感官的集中,有利于这些组织和器官的充分发展;同时由不定向运动转为定向运动,因而提高了动物对不断变化的环境的应变能力,并有利于向前运动和提高运动速度。

(五)骨骼化

骨骼化是生物结构复杂化的基础。在生物进化过程中,最初出现的骨骼起防卫的作用,后来进化成不可缺少的支持、运动和防护结构;并且由外骨骼进化到内骨骼。

四、动物界的主要类群

动物学者根据细胞数量及分化、体型、胚层、体腔、体节、附肢以及内部器官的布局和特点等，将动物界的主要类群分为 34 个门，但根据《全国中学生生物学竞赛纲要》，本书仅重点介绍以下主要门类(图 11-8)：

原生动物	原生动物门
中生动物	中生动物门
侧生动物	海绵动物门
真后生动物	
2 胚层、辐射对称动物	腔肠动物门
3 胚层、两侧对称动物	
无体腔动物	扁形动物门
假体腔动物	线形动物门
真体腔动物	
不分节动物	软体动物门
分节原口动物	
	环节动物门
	节肢动物门
后口动物	
无脊椎动物	棘皮动物门
	半索动物门
脊索动物	脊索动物门
	尾索动物亚门
	头索动物亚门
	脊椎动物亚门

图 11-8　动物主要门类

脊椎动物以外，包括尾索、头索动物在内的所有动物都归属于无脊椎动物。

第二节　原生动物门

一、原生动物的生物学特征

(一)分布和生活习性

原生动物分布广，水陆空均有分布。有营自由生活的，也有营寄生生活的。生活习性多样，有单细胞生活，也有群体生活。与多细胞动物不一样，群体生活的原生动物的各个细胞之间没有细胞分化，最多只有体细胞和生殖细胞的分化，每一个细胞都是一个独立的个体，独立生活。在环境条件不良的情况下，大多数原生动物可形成包囊度过不良环境。

(二)结构特点

原生动物个体很小，一般不超过 250μm。原生动物细胞内有完成各种生理功能的细胞器，能独立完成像多细胞高等动物那样的运动、消化、呼吸、排泄、感应、生殖等各种生命活动。作为一个生物个体来说，原生动物是一类最低等、最原始、结构最简单的动物；但作为一个细胞来说，其结构又是非常复杂的。

1. 表膜及表膜外物质　原生动物的体表有细胞膜，又称表膜(图 11-9)。表膜有物质交换、保护和帮助虫体运动等功能。

表膜附属结构主要有外壳和鞭毛或纤毛。有的原生动物的表膜外有比较坚硬的外壳，但成分和质地随不同的动物会有所不同。例如表壳虫的外壳由几丁质构成；鳞壳虫的外壳是硅质；有孔虫的外壳是钙质等。具有鞭毛或纤毛的原生动物靠鞭毛或纤毛在水中有规律地摆动，借水的反作用力使虫体运动(图11-10)。

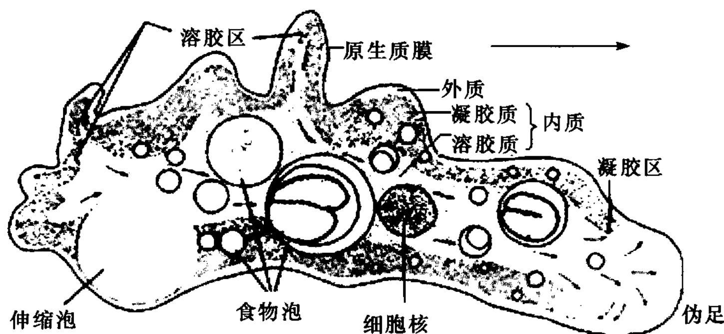


图 11-9　变形虫的结构

2. 细胞质　在光学显微镜下通常可以将细胞质分成内质和外质。质膜之内是外质，相对透明，质较密；外质之内是内质，含有很多的颗粒，易于流动（图 11-9）。

3. 细胞核　原生动物一般只有一个细胞核，核在内质中。但也有些原生动物如多核变形虫有多个核。根据染色质的多寡和分布的不同，原生动物的核一般可分为泡状核和致密核两种。前者的染色质较少，分布不匀，或聚集或分散，或疏松呈网状。后者的染色质甚多，均匀而又致密。

草履虫有两个核（图 11-10），一个是大核，属于致密核，与细胞代谢有关；另一个是小核，通常属于泡状核，与生殖有关。

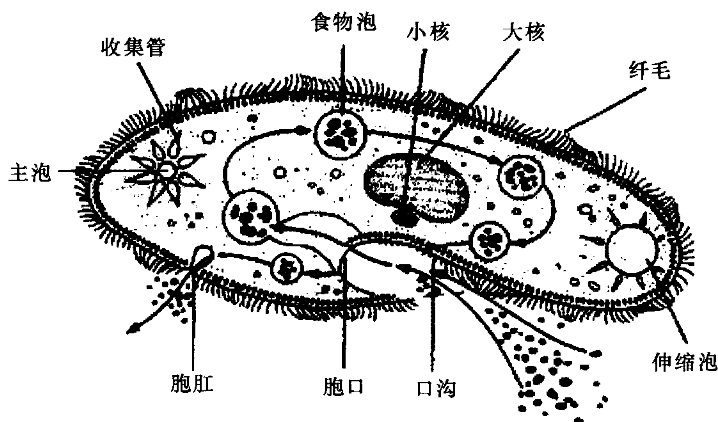


图 11-10　草履虫的结构

（三）运　动

原生动物的运动结构有鞭毛、纤毛和伪足三种类型。

1. 鞭毛、纤毛　鞭毛一般数目少而且长，纤毛则短而数目多，是细胞表面的附属结构。如草履虫（图 11-10）是以纤毛为运动胞器的。

2. 伪足　如变形虫（图 11-9），没有鞭毛或纤毛，而是靠伪足运动的。原生质中的溶胶质与凝胶质的转换和流动，使虫体形成伪足而运动，这种运动的实质是肌球蛋白丝（粗肌丝）在肌动蛋白丝（细肌丝）上滑动的结果。

（四）排泄与渗透调节

原生动物细胞中的代谢废物主要是通过表膜直接排出的。而生活在淡水中的原生动物会由于水的渗入和随食物泡进入而使细胞内水分过多，这样就会由主要功能是排水的胞器——伸缩泡（图 11-11）来排出胞内多余的水分，以维持胞内的正常渗透平衡。海洋原生动物无伸缩泡。

每个伸缩泡包括一个主泡和周围数条收集管，收集管与内质网相通，通过内质网收集胞内多余的水分和一部分代谢废物，经收集管送入伸缩泡的主泡，当伸缩泡膨胀到一定程度时猛然收缩将泡内的水和废物

通过表膜小孔(又称排泄孔)排出胞外。

(五)呼　吸

自由生活的原生动物能通过表膜与外界进行气体交换,进行有氧呼吸。寄生性生活的进行无氧呼吸获得能量。

(六)营　养

原生动物有三种营养类型:光合性自养、吞噬性营养和腐生性营养。

1.光合性自养　又称植物性营养,通过光合作用来获得能量和营养,这类原生动物细胞内一定有光合色素,如绿眼虫。

2.吞噬性营养　又称动物性营养,通过胞口吞食其他生物或有机碎片,形成食物泡,并与溶酶体结合为次级溶酶体。次级溶酶体将其中的食物进行消化和吸收后,成为残体,残体通过胞肛进行排遗,如草履虫、变形虫。

3.腐生性营养　又称渗透性营养,通过体表直接吸收周围呈溶解状态的有机物质。寄生性的原生动物,如各种孢子虫就是属于这一营养类型的。

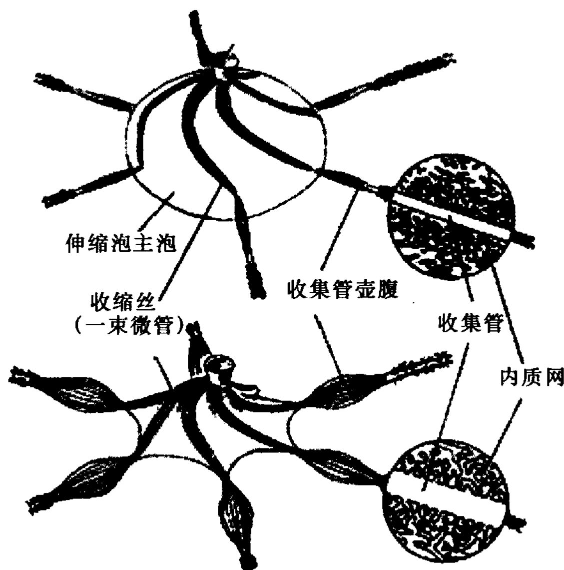


图 11-11　草履虫伸缩泡的细微结构

(七)应激性

原生动物的应激性有正趋性和负趋性两种,这对于适应不同的生存环境有着积极的意义。如在实验中,草履虫能趋向于水中的牛肉颗粒,而避开水中的食盐颗粒。

1992 年我国科学家首先在原生动物的棘尾虫中发现多种神经肽。

(八)生殖方式

原生动物的生殖方式包括有性生殖和无性生殖。

1.无性生殖　有二分裂、出芽分裂、裂体生殖(多分裂)、孢子生殖等无性生殖方式。如眼虫的纵二裂,草履虫的横二裂,夜光虫进行出芽生殖,疟原虫能进行裂体生殖和孢子生殖。

2.有性生殖　包括配子生殖和接合生殖两类。配子生殖包括同配生殖、异配生殖和卵式生殖三种。衣藻和有孔虫是同配生殖,实球藻和空球藻是异配生殖,团藻是卵式生殖,草履虫和纤毛虫的有性生殖是接合生殖。

二、原生动物的分类

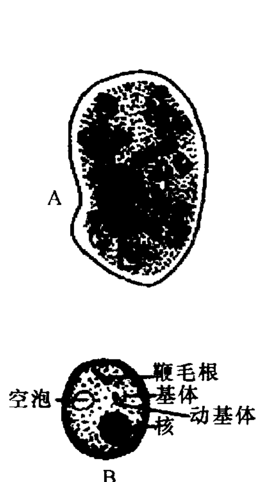
(一)鞭毛虫纲

1.代表动物

(1)利什曼原虫　寄生于人体的利什曼原虫有三种。在我国流行的是杜氏利什曼原虫(图 11-12),能引起黑热病,其生活史有两个阶段:一个阶段是寄生于人体(或狗),主要在内脏巨噬细胞内发育、繁殖和再感染,引起大量的巨噬细胞破裂,使肝脾肿大,发高烧,贫血,甚至死亡;另一个阶段是寄生在白蛉子(属于双翅目白蛉科)的消化道内。黑热病主要由白蛉子叮咬人时进行传播。杜氏利什曼原虫是我国五大人类寄生虫之一。其他五大寄生虫还有疟原虫(属孢子虫纲)、血吸虫(属扁形动物)、钩虫和丝虫(属线虫)。

(2)锥虫　锥虫(图 11-13)广泛寄生于各种脊椎动物的血液中。寄生于人体的锥虫能侵入脑和脊髓中,靠采采蝇传播,使人发生昏睡病,故这种虫又名睡病虫。这种病只发现在非洲,我国尚未发现。在我国主要对马、牛和骆驼等造成危害。

此外,还有些动鞭毛虫共生在白蚁等植食性昆虫的肠道中,帮助消化纤维素。如果没有这些动鞭毛虫,白蚁虽还能吃木头但会因为不能消化而饿死。



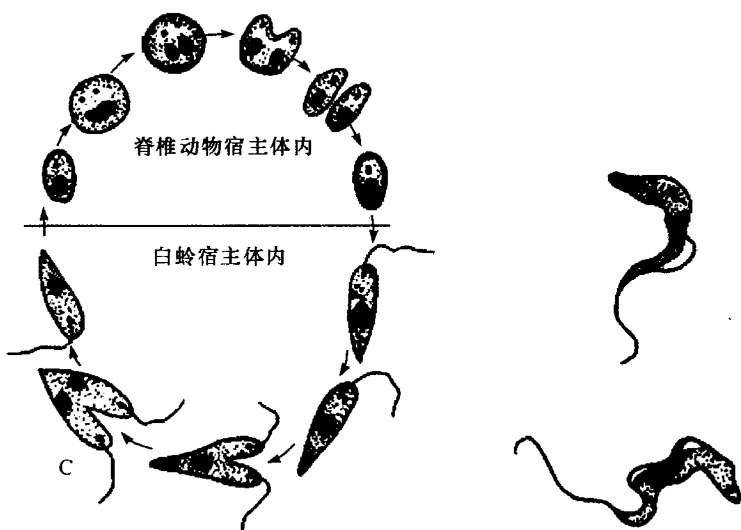


图 11-12　杜氏利什曼原虫

A. 巨噬细胞内的无鞭毛体　B. 无鞭毛体放大　C. 生活史

图 11-13　伊万氏锥虫

2. 鞭毛虫纲的主要特征　成体有1至多根鞭毛；行植物性营养、动物性营养和腐生性营养三种方式；无性生殖方式为纵二分裂，有性生殖为配子生殖。根据营养方式的不同，可分为以下两个亚纲：

(1)植鞭亚纲　行植物性营养，多数自由生活。如绿眼虫、团藻、夜光虫等。多数植鞭毛虫是浮游生物的组成部分，是鱼类的自然饵料。但也有些像夜光虫等海洋植鞭毛虫大量繁殖会引起赤潮；像钟罩虫等淡水植鞭毛虫大量繁殖会引起水华。

(2)动鞭亚纲　异养生活，少数自由生活，多数与多细胞动物共生或寄生。锥虫和利什曼原虫等。

(二)肉足虫纲

肉足虫纲的主要特征是：具有伪足(有运动和摄食的功能)，可做变形运动，均为异养生活；多数种类自由生活，也有寄生性生活的；有些种类具有各种“骨骼”；分布很广。如变形虫、太阳虫、表壳虫、痢疾内变形虫等。痢疾内变形虫也叫溶组织阿米巴，寄生在人的肠道里，能分泌蛋白酶溶解肠壁组织，使肠壁血管破裂而引起痢疾。

(三)孢子虫纲

1. 代表动物——疟原虫　疟原虫(图 11-14)能引起疟疾，一般多发冷发热，而且是在一定间隔时间内发作，有些地方叫“打摆子”。疟原虫有50多种，其中寄生在人体的疟原虫主要有4种：间日疟原虫、三日疟原虫、恶性疟原虫和卵形疟原虫。疟原虫寄生在人的肝细胞和红细胞内发育，分布极为广泛，遍及世界各地。我国以间日疟原虫和恶性疟原虫为最常见。过去所说的瘴气，其实就是恶性疟原虫。这四种疟原虫的生活史基本相同，现以间日疟原虫为例说明疟原虫的形态和生活史。间日疟原虫生活史见图 11-15。

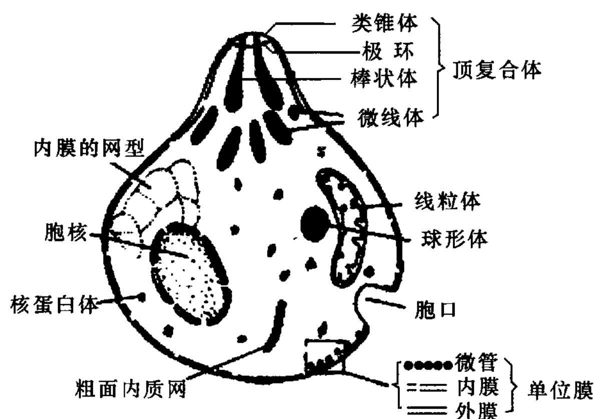
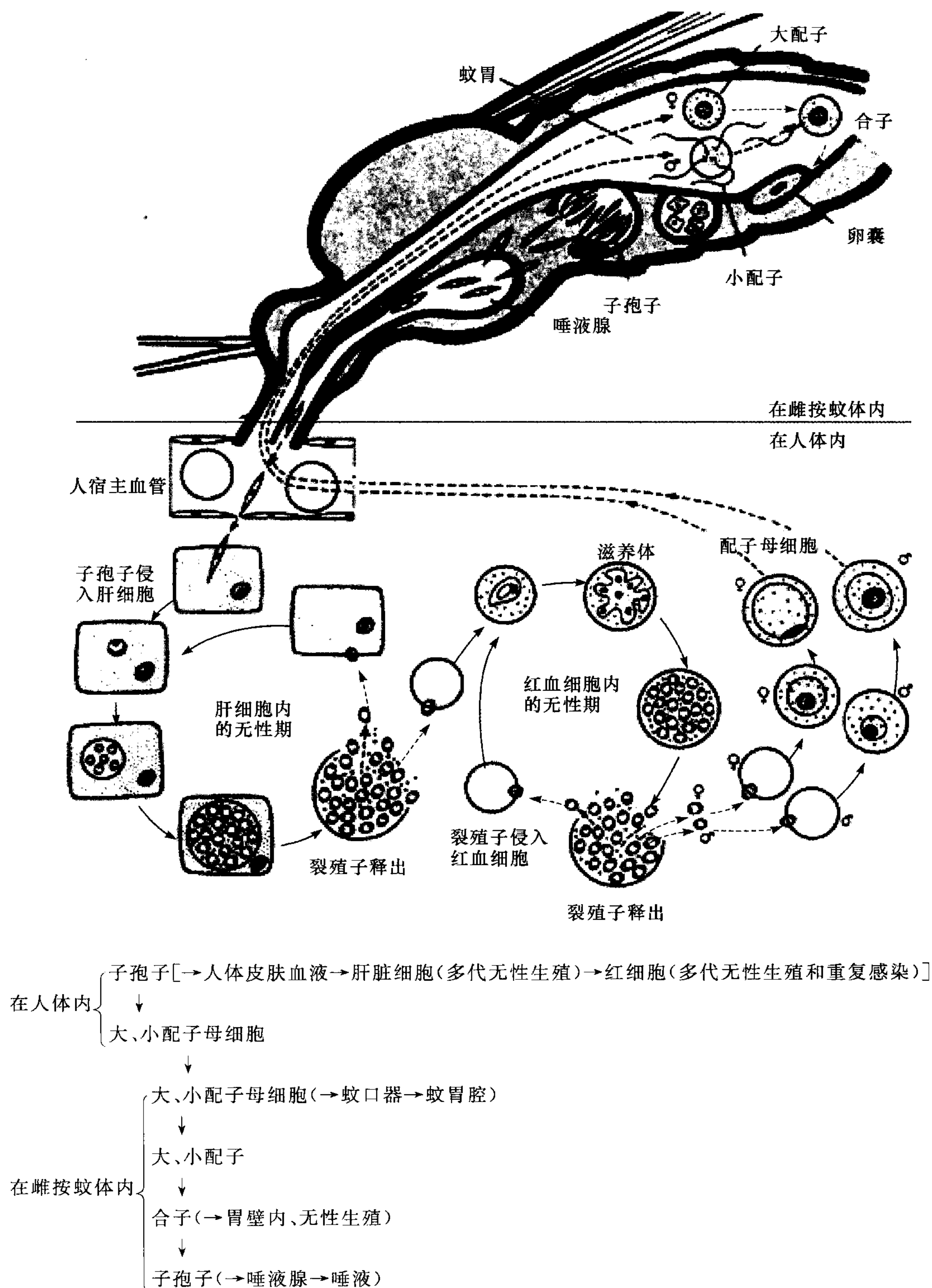


图 11-14　鸟疟原虫裂殖子微细胞结构图解

(注意它具有厚的不连续的内膜(实为网状膜))

2. 孢子虫纲的主要特征　均有顶复合体(图 11-14)结构；全部营寄生生活，生活史复杂，有无性世代与有性世代的两个世代的交替，这两个世代多数在两种寄主体内进行：无性世代在脊椎动物体内，有性世代在无脊椎动物体内进行；少数可在同一个体内完成；都有孢子期(图 11-15)。



在人体内：
- 子孢子[→人体皮肤血液→肝脏细胞(多代无性生殖)→红细胞(多代无性生殖和重复感染)]
- ↓
- 大、小配子母细胞

↓

在雌按蚊体内：
- 大、小配子母细胞(→蚊口器→蚊胃腔)
- ↓
- 大、小配子
- ↓
- 合子(→胃壁内、无性生殖)
- ↓
- 子孢子(→唾液腺→唾液)

图 11-15　间日疟原虫生活史

(四)纤毛虫纲

1.代表动物——大草履虫　淡水中生活。形状很像草鞋;全身长满了纵行排列的纤毛;从身体之前端开始有一道沟斜着伸向身体中端,这道沟叫口沟。游泳时,全身的纤毛有节律地摆动,使虫体旋转向前运动。在表膜之下有一些与表膜垂直排列的刺丝泡,有孔开口在表膜外;当虫体遇刺激时刺丝泡会放出刺丝,因而有防御的作用。大草履虫有一大核,多倍体,主要管代谢;一小核,主要管遗传。草履虫的前部和后部各有一个伸缩泡(图 11-11),一个收集水分的同时,另一个排出已收集到的水分,两个伸缩泡进行交替的收集和排出,以调节胞内的水分平衡。草履虫的无性生殖是横二分裂,有性生殖是接合生殖。呼吸主要通过表膜直接进行。过去认为草履虫没有什么经济价值,但近年来有人试用草履虫的水溶性提取物诊断消化系统的癌症和乳腺癌等。

2.纤毛虫纲的主要特征　成体或生活史中的某个时期有纤毛,无性生殖为横二分裂,有性生殖为接合生殖,绝大多数种类的细胞核有营养核(大核)和生殖核(小核)之别(图 11-10)。如草履虫、四膜虫和钟虫等。

三、原生动物与人类的关系

(一)与人类环境的关系

1.有利的一面　原生动物在污水的生物处理方面有十分重要的作用。人类利用原生动物消除有机废物、有害细菌以及对有机废水进行絮化沉淀。例如草履虫等纤毛虫能分泌多糖,多糖可以改变污水中颗粒物的表面电荷,使聚合而沉淀。一个四膜虫每小时能取食 600 个细菌。大多数的植鞭毛虫、纤毛虫等浮游生物都是鱼类的自然饵料。

2.不利的一面　在海水中的夜光虫等大量繁殖可造成赤潮,危害渔业。尤其是有些原生动物寄生在家禽、鱼类等重要的经济动物体上,危害很大。

(二)在科研中的作用

由于原生动物作为研究材料具有取材容易、培养方便、繁殖迅速、容易观察等优点,因而很早就被用作生命科学领域各学科的研究材料。如 1981 年美国科学家在四膜虫中发现了核酸酶(属于 RNA)。

(三)与人类健康的关系

全世界至少有 1/4 人口患寄生虫病,目前已知有 28 种原生动物是人体寄生虫。我国被列入重点防治的五大寄生虫病(血吸虫、疟疾、黑热病、丝虫病和钩虫病)中,疟疾和黑热病分别是原生动物的疟原虫和利什曼原虫引起的。

四、原生动物的进化地位

在五界或三界分类系统中,原生动物门隶属于原生生物界,是目前已知的最原始、结构最简单的真核生物。原生动物中既有一些明显属于植物界的衣藻、团藻等绿藻,又有明显属于动物界的草履虫、变形虫等种类,还有介于动物界、植物界和真菌界之间的眼虫、黏菌等。在以上所述的四个纲中,以鞭毛纲最原始,肉足纲结构较简单,纤毛纲结构最复杂,孢子纲全是寄生的种类。

第三节　海绵动物门

海绵动物又称多孔动物,遍布全球的水域环境,其中大多(约 5000 种)生活在海水中,极少数(约 150 种,只一个科)生活在淡水中;都营固着生活。

一、海绵动物的生物学特征

(一)体制特点

体形多数不对称,少数辐射对称(图 11-16)。虽然海绵动物有一定的形态和辐射对称,但多数是像植物一样不规则地生长,形成扁的、圆的、树枝状等形状,不对称,甚至有些连个体都分不清。

（二）没有器官系统和明确的组织分化

海绵动物的体壁结构（图 11-16）由两层细胞构成，外层细胞构成皮层，内层细胞构成胃层，内外之间是非细胞的中胶层。

1. 皮层　皮层由一层扁平细胞构成，有保护和调控水流进与出的作用。有些扁平细胞变为肌细胞，围绕着进水孔或出水孔形成能收缩的小环以控制水流。在扁平细胞之间分布着许多孔细胞，孔细胞的中央有一小孔，可舒缩以调控水流进人。

2. 胃层　胃层由领细胞组成，领细胞具有促进水流和进行细胞内消化的作用。在电镜下，领细胞有一根鞭毛，鞭毛周围的“领”是由一圈细胞质突起以及联络各突起的微绒毛构成（图 11-16），很像塑料羽毛球的羽领。领细胞的鞭毛在中央腔内打动造成定向水流。食物颗粒则通过水流被领鞭毛细胞吞噬，在细胞内形成食物泡，进行胞内消化，或将食物转移到中胶层内的变形细胞进行胞内消化。不能消化的食物残渣也由变形细胞经水流排出体外。

3. 中胶层和骨骼　是非细胞结构的胶状物质，其中有变形细胞及其所分泌的骨针、海绵丝。有的变形细胞能消化食物，有的变形细胞能形成卵和精子。骨针和海绵丝共同构成了海绵动物个体的骨骼。骨针是硅质或钙质的；而海绵丝是类蛋白质的，相互交错成网状。

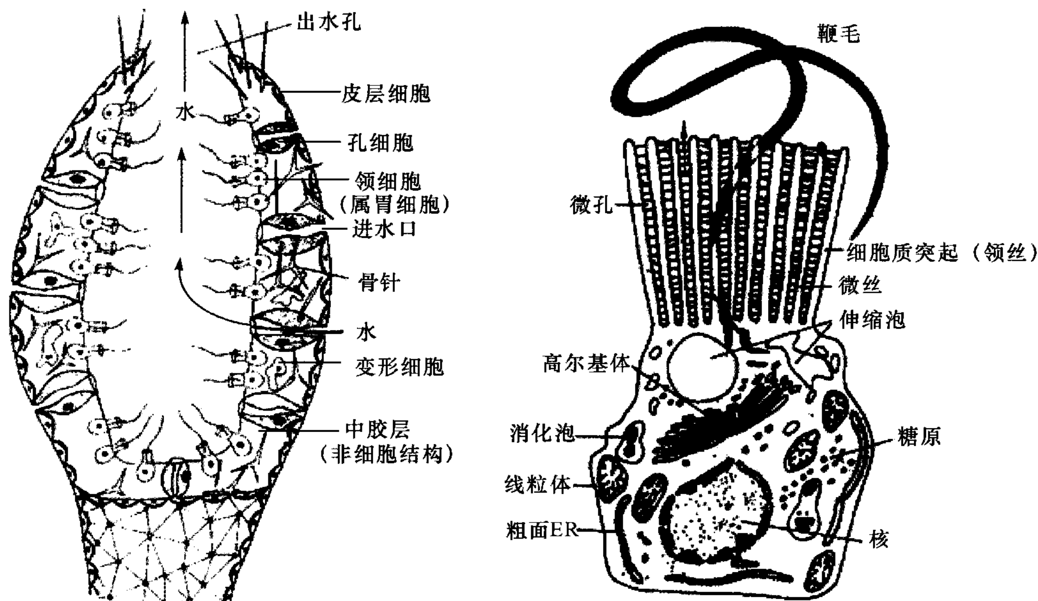


图 11-16　海绵的基本结构（左）和淡水海绵领细胞的微细结构（右）图

（三）水沟系统

水沟系统是海绵动物的主要特征之一，对海绵动物固着生活方式十分重要。因为海绵动物的成体没有运动的能力，因此海绵动物的呼吸、摄食、排泄、生殖等生理机能都要依靠水沟系统中的水流来实现。根据海绵动物水沟系统的复杂程度，水沟系统可分为单沟型、双沟型和复沟型（图 11-17）。

（四）生理特点

1. 呼吸和排泄　海绵动物没有特殊的呼吸和排泄器官，每个细胞直接与水流进行物质交换。淡水中的海绵，细胞通过伸缩泡将渗人的过多的水排出。

2. 摄食和消化　海绵动物没有消化腔，只有细胞内消化，没有细胞外消化。领鞭毛细胞和变形细胞都能吞噬并进行胞内消化。

3. 物质运输　靠水沟系统的水流来完成。

4. 应激性　海绵动物没有神经系统，外界的刺激只能由一个细胞传递到另一个细胞。因此它们感受刺激和对刺激的反应极为缓慢，并且感受刺激和对刺激的反应只局限于身体的一部分。

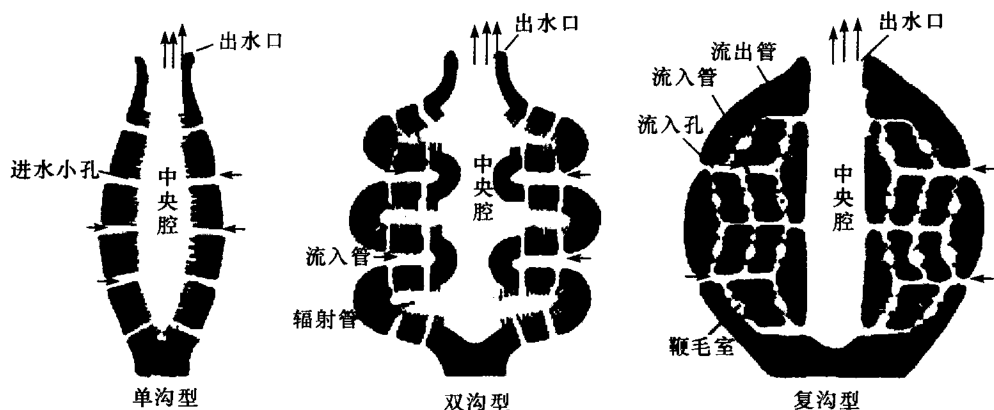


图 11-17 海绵水沟系统的类型

（五）生殖和胚胎发育

1. 生殖与再生 无性生殖有出芽生殖和芽球生殖，其中芽球能度过恶劣环境。大多雌雄异体，少数雌雄同体，但都异体受精，精子和卵细胞是由变形细胞和领细胞发育而来的。

再生能力很强，如把海绵切成一些小块，每块都能独立生活，而且能长大。将海绵捣碎过筛，再混合在一起，同一种海绵能重新组成小海绵个体。

2. 胚胎发育

(1)胚胎发育的过程 不同海绵动物的胚胎发育有所不同。以钙质海绵为例，包括两囊幼虫发育和成体形成两个阶段（图 11-18）。

① 两囊幼虫的发育过程 受精卵进行 3 次纵裂 1 次横裂后形成了 8 个大的和 8 个小的胚胞（图 11-18），将来大胚胞形成皮层细胞，小胚胞形成领鞭毛细胞。发育成为囊胚后，小胚胞向囊腔内生出鞭毛，另一端的大胚胞形成一个开孔，以后整个囊胚从口由内向外翻转出来，向内的一面变成向外的一面，于是小胚胞着生的鞭毛也就在囊胚中小胚胞的表面了，称为两囊幼虫。

② 海绵动物成体的形成 两囊幼虫发育到一定的阶段后，从母体的出水口随水流游出，离开母体一段时间后，有鞭毛的小细胞再向内陷入，而大细胞被包在外面，并以小细胞陷入的开口处附着在物体表面，发育为海绵成体（图 11-18）。外面的一层细胞形成皮层细胞、孔细胞、造骨细胞，里面的一层细胞形成领鞭毛细胞和某些变形细胞。中胶层内的细胞来自内、外两层。

其他多数海绵类型形成实胚幼虫，为另一种逆转形式。

(2)海绵动物胚胎发育的特点 除海绵动物外，其他多细胞动物都是植物极大胚胞形成内层细胞（实为内胚层），而动物极小胚胞形成外层细胞（实为外胚层）。海绵动物在发育过程中动物极小胚胞陷入里面形成内层细胞（特称为胃层），植物极大胚胞形成外层细胞（称为皮层）。海绵动物的这种特殊胚胎发育现象称为胚胎发育的“逆转”。

综上所述，海绵动物的生物学特征是：体制不对称或辐射对称，有细胞分化但没有形成组织；体壁二层细胞，内层为领细胞；胚胎发育有逆转现象；具水沟系统；没有神经细胞。

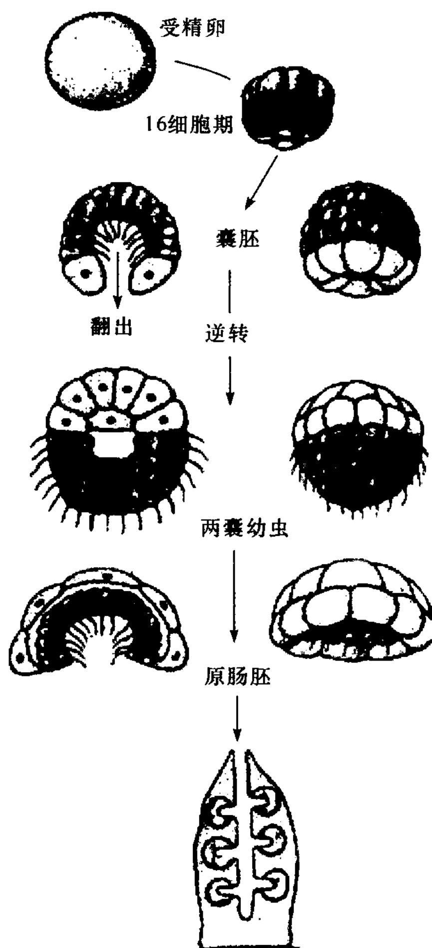


图 11-18 钙质海绵的胚胎发育

海绵动物是原始的多细胞动物，其原始性主要体现在没有明确的细胞分化，有领细胞，没有神经系统；只有细胞内消化；体形多数不对称，少数辐射对称。胚胎发育具有“逆转”现象，因此是多细胞动物进化中的一个侧支。

二、海绵动物的价值

只有海绵的骨骼有利用价值，如海绵质纤维柔软，吸收力强；含有矽质骨骼质硬，可擦机器。在水中繁殖过多会堵塞水道。某些种类的水绵可作为水质的指示生物。

第四节　腔肠动物门

多孔动物在动物演化上是一个侧支，而腔肠动物才是真后生动物的开始。这类动物在动物进化过程中占有重要位置，所有其他后生动物都是经过这个阶段发展起来的。

一、腔肠动物的生物学特征

（一）辐射对称到双辐射对称

这种体制适应在水中营固着或漂浮生活。其中，双辐射对称是辐射对称进化到左右对称的中间过渡类型。

（二）具有真正的两胚层和原始的组织

海绵动物只能算二层细胞，腔肠动物才真正具备两个胚层（图 11-19）。海绵动物只能说有了细胞分化，而腔肠动物已经有了细胞分化并且形成了原始的四种组织。

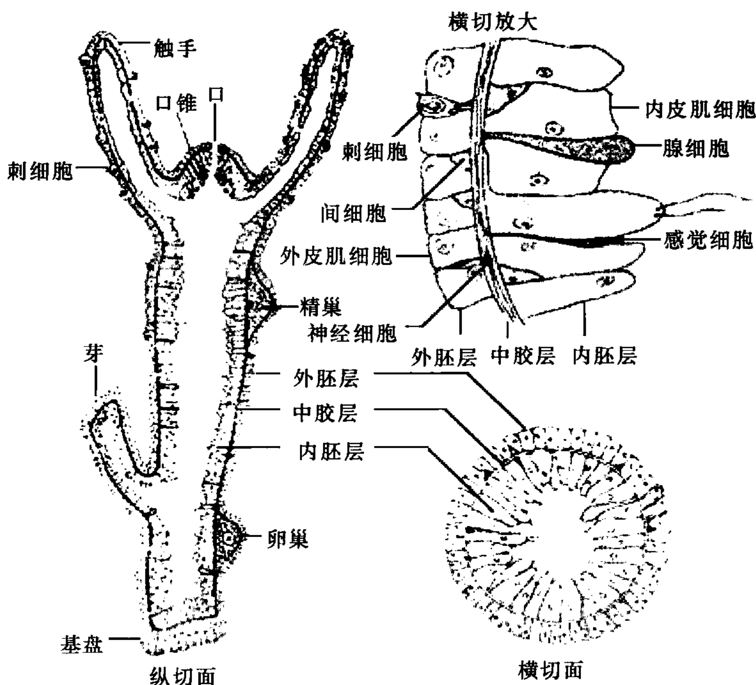


图 11-19　水螅的结构

1. 外胚层发育成的皮层　由一层细胞构成。皮层细胞有上皮肌细胞、腺细胞、间细胞、刺细胞、性细胞、感觉细胞等类型，因而具有保护、伸缩运动、感觉、生殖等功能。

（1）上皮肌细胞　在上皮细胞内，靠中胶层处的细胞质中含有纵向分布的肌原纤维，收缩使虫体缩短而

变粗，因而上皮肌细胞兼有上皮和肌肉的双重功能。

(2)刺细胞　刺细胞(图 11-20)为腔肠动物所特有；刺细胞朝外一侧有一刺针，内有刺丝囊，刺丝囊内有细长而中空的刺丝。当刺针受到刺激时，刺丝便向外翻出，可以把有毒的物质射入外物或捕获物的体内。

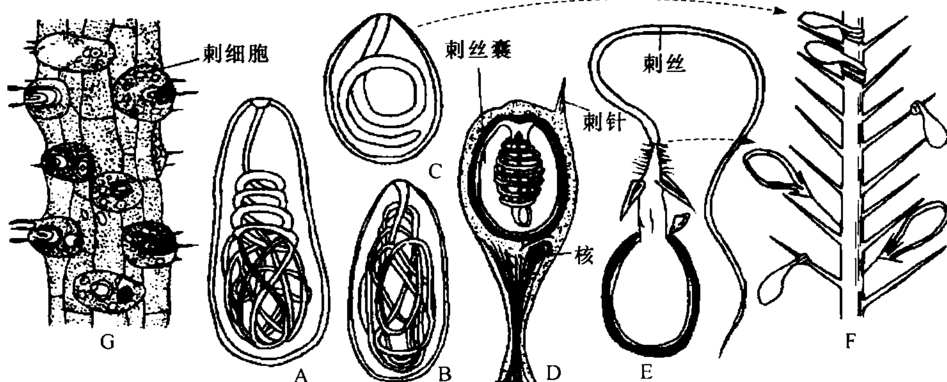


图 11-20　水螅的刺细胞

(3)间细胞　间细胞属于没有分化的细胞，可以分化成皮肌细胞、刺细胞和性细胞等。

2. 内胚层发育成的胃层　由一层细胞构成。这层细胞有内皮肌细胞、腺细胞和少数感觉细胞。胃层的主要功能是运动和消化。

(1)内皮肌细胞　内皮肌细胞内的肌原纤维的方向是环绕身体纵轴的，与上皮肌细胞的肌原纤维的分布方向恰好垂直，收缩使身体和触手的直径缩小而伸长。同时还能进行细胞内消化。

(2)腺细胞　能分泌消化酶，主要是蛋白酶分泌到消化循环腔中而进行细胞外消化，一般不消化淀粉，所以是肉食性的。

(3)消化循环腔　它与海绵动物的中央腔不同，消化循环腔是由内胚层直接围成的，即为胚胎发育中的原肠腔，是细胞外消化的场所；又同时兼有循环的作用。消化循环腔有口无肛门，口有摄食和排遗的双重功能，是由胚孔发育而来的。

3. 中胶层　中胶层由皮层和胃层共同分泌的物质构成，主要以胶原蛋白的形式存在。中胶层似骨骼，有支持作用。

(三)身体的基本形态有水螅型和水母型两种

结构特点见图 11-21，适应的生活方式比较见表 11-1。

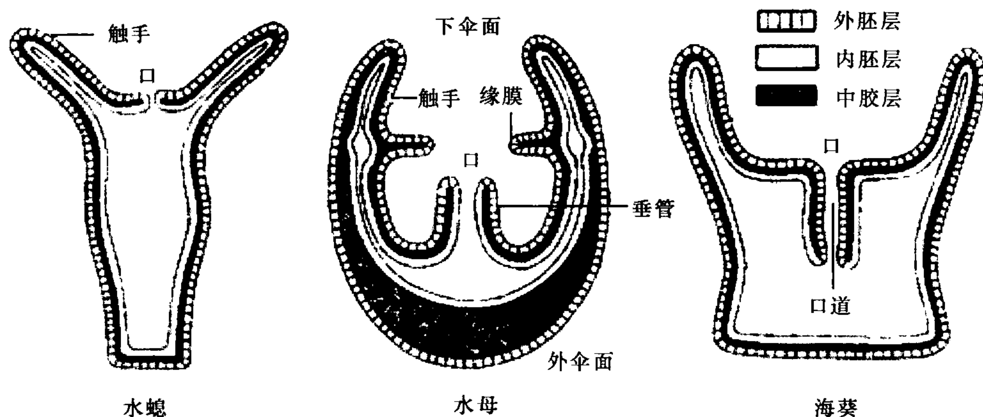


图 11-21　水螅型与水母型

表 11-1　水螅型和水母型的比较

比较项目	水螅型	水母型
生活方式	固着生活	漂浮生活
体　形	圆筒状,多形成群体	伞状,单体
中胶层	薄	厚
口	向上,有垂唇	向下,有垂管
骨　骼	有的可分泌石灰质骨骼	不分泌石灰质骨骼

(四)原始的神经系统——神经网

主要由二极和多极神经元构成,彼此相联络成网状,并与皮肌细胞各感觉细胞相联系;神经传导一般不定向,传导速度很慢,不存在中枢部分。有的种类只有在皮层基部有神经网(图 11-22),有的种类有两个神经网,分别存在于皮层和胃层的基部,有的种类在中胶层还有一个神经网。

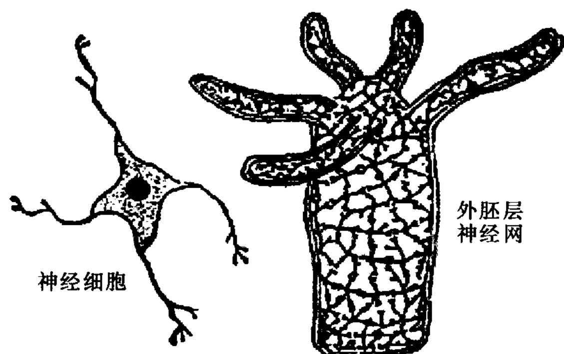


图 11-22　水螅的神经系统

(五)呼吸与排泄

通过皮层和胃层细胞直接与周围水体及消化腔中水体进行物质交换,排出废物。

(六)繁殖与生活史

1. 繁殖类型　无性生殖为出芽生殖。有性生殖为卵式生殖,大多种类是雌雄异体,少数是雌雄同体但异体受精(同一个体的精、卵细胞不同时成熟)。性细胞由间细胞形成,精、卵细胞在体外或卵巢中相遇而进行受精(图 11-23)。水螅的再生能力很强,一个个体切成数段,每段都可发育成一个新个体(图 11-24)。

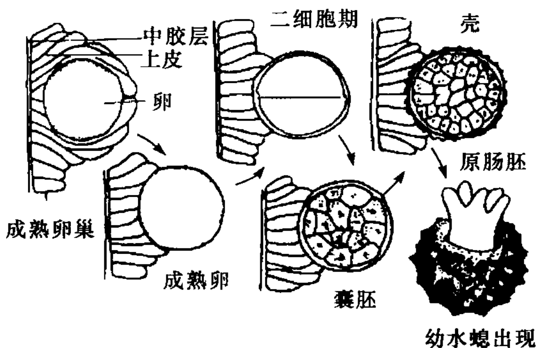
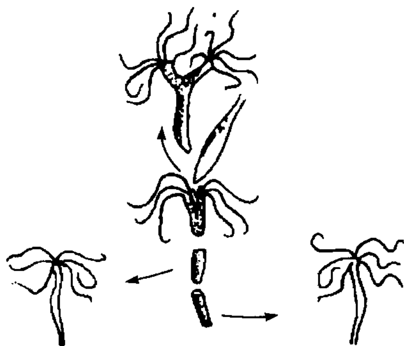


图 11-23　水螅发育的各个时期


图 11-24　水螅的再生

2. 个体发育(图 11-25)

$$\text{受精卵}\xrightarrow{\text{卵裂}}\text{囊胚}\longrightarrow\text{原肠胚(体表长满纤毛能游动的浮浪幼虫)}\longrightarrow\text{成体}$$

图 11-25

浮浪幼虫是海产种类腔肠动物个体发育中具有的一种虫态。

3. 生活史多样,有的种类有世代交替

(1)水螅生活史　如图 11-23,无世代交替,雌雄同体但异体受精,受精发生在卵巢中,其发育过程大致是(图 11-26):

受精卵→囊胚→实心的原肠胚→外胚层分泌有几丁质保护的原肠胚→发育暂停并脱离母体→遇上好环境,保护层破裂而胚胎逸出→小水螅

图 11-26

(2)海月水母生活史 有世代交替,但水螅型不发达;雌雄异体,体外受精(图 11-27)。

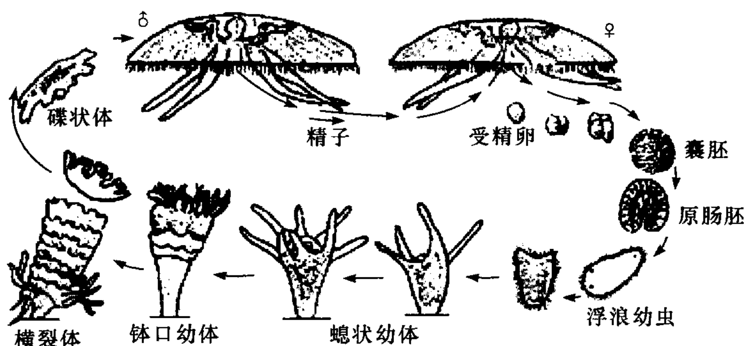


图 11-27 海月水母及其生活史

(3)薮枝螅生活史 有典型的世代交替(图 11-28)。

水螅体
触手
垂唇
螅鞘
水母型
♂
♀
生殖腺
口
卵
受精卵
精子
小水母
D
囊胚
水母芽
子茎
生殖鞘
生殖体
原肠胚
及其形成
C
消化循环腔
浮浪幼虫
共肉
围鞘
B
固着
螅茎
螅根
A
新群体开始
水螅型群体

图 11-28 薮枝螅及其生活史

A. 群体 B. 群体部分放大 C. 部分剖面观 D. 生活史

无性世代：受精卵──→囊胚──→浮浪幼虫──芽殖──→水螅型群体──无性生殖──→水母体。水螅型生存时间较长。

有性世代：雌、雄水母体──→精、卵细胞──→受精卵。水母型生存时间较短，产出性细胞后即死去。

（七）生活方式

无寄生，捕食甲壳类和软体动物等小型动物；因有刺细胞而一般不被捕食；有的像海葵与寄居蟹有共栖生活，还有腔肠动物与某些藻类共栖的。

综上所述，腔肠动物的主要生物学特征是：辐射对称或双辐射对称，体形有水螅型和水母型两种，体壁由两个胚层发育来的两层细胞，体壁有刺细胞，围成消化循环腔的细胞具有细胞内消化和细胞外消化的作用，网状神经。

二、腔肠动物的分类及进化特征、进化地位

腔肠动物可分为表11-2中的几个主要类群。其进化特征表现为：两个胚层，出现了组织分化和简单的器官。其进化地位是：腔肠动物是多细胞动物中最为原始的一类。腔肠动物的系统发生是：

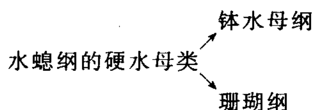


表11-2 腔肠动物的主要类群

项　目	水螅纲	钵水母纲	珊瑚纲
生活环境	绝大多数在海洋少数在淡水	海洋漂浮生活	海底固着生活
生活史	多数种类有世代交替	无水螅型或水螅型不发达	只有水螅型，无世代交替
水螅型口道	无	短	发达
水母型缘膜	有	无	
刺细胞来源	外胚层	内、外胚层	内、外胚层
生殖腺来源	外胚层	内胚层	内胚层
骨　骼	无	无	大多种类发达、由外胚层分泌产生，位于中胶层。形成珊瑚礁和珊瑚岛
常见种类	水螅（淡水）、薮枝螅、僧帽水母（海产）	海月水母、海蜇	红珊瑚、海仙人掌、海葵

第五节 扁形动物门

一、扁形动物的生物学特征

（一）分布和生活习性

扁形动物少数为自由生活，大多为寄生生活。自由生活的为肉食性，分布于海水、淡水或潮湿的土壤中；寄生生活的寄主是动物。

（二）身体两侧对称

自扁形动物开始，身体出现了两侧对称（图11-29）。两侧对称体制的发生，使动物从漂浮生活进入到水底爬行生活；在水中爬行才有可能进化到陆地上爬行；有了两侧对称的体形，身体才有可能有前后、左右、背腹的分化，促使神经系统和感觉器官越来越向体前端集中，逐渐出现了头部，因而使动物的运动能定向进行，并且应激性更敏锐和准确。因此说两侧对称是动物由水生发展到陆生的重要条件。

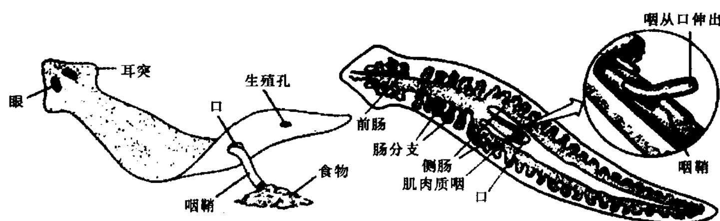


图 11-29 涡虫的外形(左)和消化系统(右)

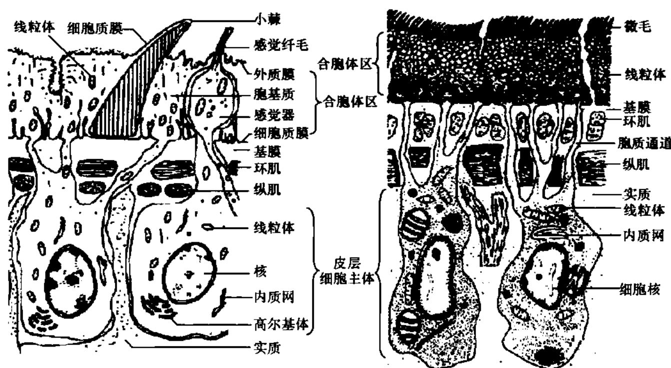
(三)中胚层的出现

中胚层的出现使身体结构更加复杂化,具有了机能更加完善的器官和系统,提高了新陈代谢的机能,加强了动物机体贮水抗旱、贮食耐饥饿的能力。因此,中胚层的出现也是动物由水生发展到陆生的重要条件之一。

1. 表皮和肌肉 体壁由皮肌囊构成。从外而内,皮肌囊是由一层表皮细胞、基膜(非细胞结构)和肌肉组织(环、斜、纵肌)三层结构组成的(没有真皮结构)。表皮和肌肉分别由外、中胚层发育而来。皮肌囊有保护和加强运动的双重机能。

(1)涡虫的体壁 表皮细胞的外侧长有纤毛,表皮细胞之间分布有感觉细胞和腺细胞等。

(2)吸虫的体壁 表皮是一层合胞体(下图左),没有纤毛和角质层。合胞体是由许多大细胞的细胞质向表层延伸并相互融合形成的一层细胞结构,其中有线粒体、内质网以及胞饮小泡等,其含核的细胞主体深藏在纵肌层之下。表皮的这种结构有利于吸虫通过体表的胞饮作用吸收寄主营养物质和进行气体交换。



吸虫体壁横切面(左)和绦虫体壁纵切面(右)图

(3)绦虫的体壁 表皮是一层合胞体,但其外表面有微绒毛,这样既能有更大的表面积直接吸取寄主的营养,同时又能更好地固着于寄主的消化道中。

2. 扁形动物的实质 实质是中胚层发育而来的一种网状合胞体及其细胞间质,充满在体壁内的器官和系统之间,没有体腔。细胞间质是富含营养的液体,有物质传递、贮水和贮食等作用。

3. 有口无肛门的消化系统 扁虫的消化系统包括口、咽和肠(图 11-29,30)。多数扁虫都有咽,口咽结构用于抽吸食物。

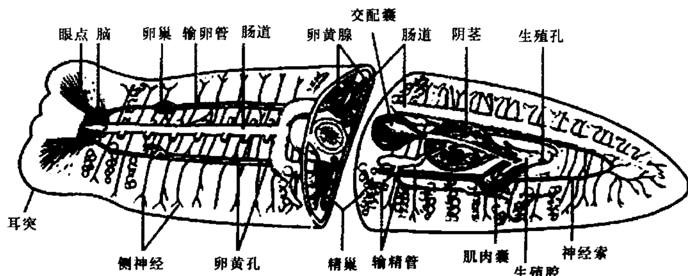


图 11-30 淡水涡虫的结构

（1）自由生活类型的扁虫 其消化系统有分支，有的分支很多，可以布满全身，以扩大消化管的表面积，利于营养物质的消化、吸收和输送。

（2）寄生生活类型的扁虫 其消化系统的结构较简单，口周围多有吸盘，用来固着在寄主身体表面或内部，并与咽一起用于吸取食物。内寄生的绦虫消化系统则完全退化消失。吸虫和绦虫的体壁可以直接吸收寄主的营养物质。小分子的营养物质可以通过皮层原生质膜的扩散作用进入虫体，较大的营养物质则通过皮层的吞噬和胞饮进入虫体。

4. 没有特别的呼吸系统 水生的类型靠表皮呼吸，寄生的类型进行厌氧呼吸。

5. 原肾管型的排泄系统 原肾管是由外胚层内陷形成的、分布在身体两侧的排泄管构成。排泄管通常有许多分支，有排泄孔通往体外。每一小支的末端以火焰细胞封顶而成盲管（图 11-31）。实际焰细胞由帽状细胞和管状细胞组成。海生的扁虫动物原肾管不发达甚至根本没有。

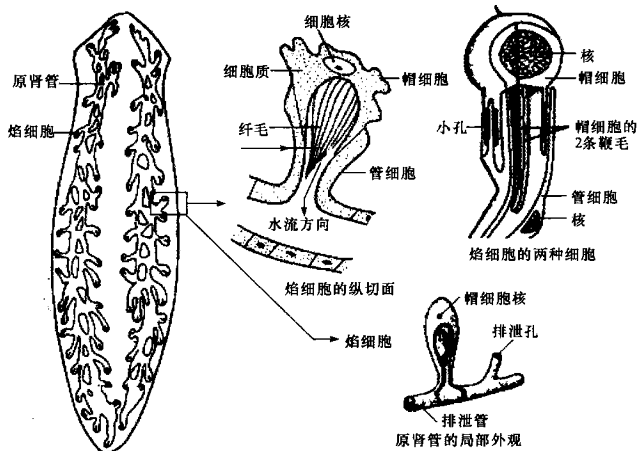


图 11-31 涡虫的排泄系统

原肾管的管状细胞上有很多微孔，帽状细胞有若干根鞭毛不停摆动而产生负压，使组织间液体渗入原肾管中并流往体表排泄孔，在这一过程中原肾管管壁有从排泄液中重吸收 K^+、Cl^-、氨基酸、糖等有用物质的作用。因而原肾管的主要作用是调节体内渗透压，排出体内过多水分；同时也有一定的排泄作用。一些真正的排泄物如含氮废物是通过体表直接排出的。

6. 神经系统和感觉器官

（1）梯状神经系统的结构和分布 除原始种类外，扁形动物出现了原始的中枢神经系统：前端有脑，从脑向前和向后分别发出 1 对或若干对纵神经索；神经索之间有横神经，形如呈梯状，所以称为梯状神经系统（图 11-30）。高等种类的扁形动物，其纵神经索对数减少，如三角涡虫只有一对腹纵神经索；较原始的涡虫种类具有 3 或 4 对纵神经索及上皮下神经网，分别纵向分布于身体的背、侧、腹等处。

（2）感觉器官的类型和作用 扁虫的感觉器官有眼、耳突、触角、纤毛窝、平衡器等。涡虫一般有一对或多对眼，能感光。有些种类在头部两侧有耳突，耳突可能是接受化学刺激的地方。有些种类有触角，有触觉的作用。纤毛窝是虫体表面的凹陷，功能为嗅觉。

7. 生殖系统 中胚层的出现，取代了外胚层和内胚层产生生殖细胞的功能，从而产生了由固定的生殖腺和生殖导管，以及卵黄腺和前列腺等附属腺体构成的生殖系统（图 11-30）。同时由于具有了外生殖器，扁虫出现了交配和体内受精的现象。这也是动物由水生到陆生的一个重要条件。

（四）生殖和发育

1. 生殖与再生 大多行有性生殖。除少数单肠类是雌雄异体外，其余都是雌雄同体，但异体交配和受精。涡虫的再生能力很强，即使将它切为若干段，每一段都能再生成一个完整的涡虫。涡虫前端的新陈代谢强，后端弱；头部的再生能力要比后端强，这与头部脑内的神经分泌细胞的分泌活动有关。涡虫的内部器官也能够再生，当涡虫没有食物的时候，它的内部器官如生殖系统等会被逐渐消耗，一旦获得食物后器官系统又可以重新生成。

2.个体发育　为间接发育:受精卵 → 牟勒氏幼虫 → 成虫。螺旋卵裂;牟勒氏幼虫呈卵形,有8个纤毛瓣可以游动,见图11-32。

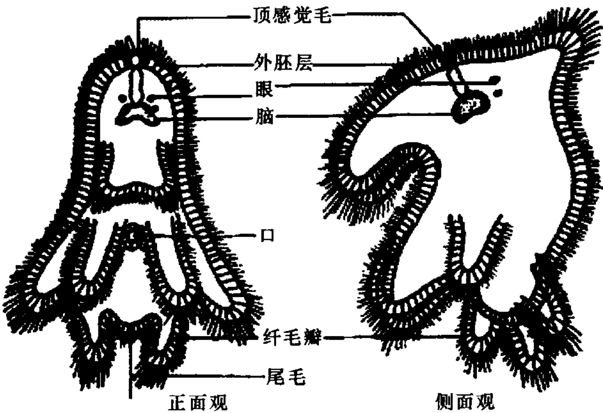


图 11-32　牟勒氏幼虫

综上所述,扁形动物的主要生物学特征是:背腹扁平,三胚层,皮肌囊的体壁,实质而无体腔,有口无肛门,梯状神经系统,原肾管型。其进化特征:开始出现两侧对称,中胚层,形成了真正的器官和系统。

二、扁形动物的分类及代表动物

表 11-3　扁形动物的主要类群

项　目	涡 虫 纲	吸 虫 纲	绦 虫 纲
生活方式	自由生活 肉食性	原始的营体外寄生, 高等的营体内寄生	营体内寄生
身体分节	未	未	多数种类身体分节
体表纤毛	有	成虫体表无纤毛	成虫体无纤毛,幼虫具钩
消化系统	消化管分支	趋于退化,口有吸盘	完全退化
常见类型	旋涡虫、 三角涡虫	日本血吸虫、布氏姜片虫、 中华枝睾吸虫	猪带绦虫、牛带绦虫

(一)日本血吸虫

雌雄异体,终寄主是人、鼠、牛、狗和猫等动物,寄生部位是肠系膜的静脉血管中;中间寄主是钉螺;有感染人等动物能力的是尾蚴。其生活史见图11-33。

(二)布氏姜片虫

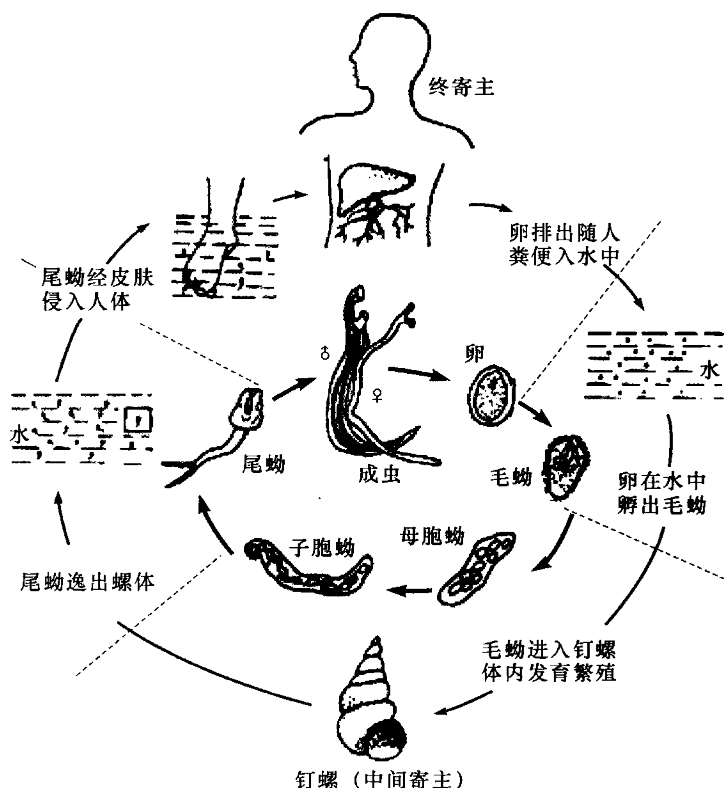
成虫和卵都是人体内寄生虫中最大的。成虫通常寄生在人和猪的小肠内,虫卵随粪便排出进入水体;中间寄主是扁卷螺,以囊幼借助于水生植物被人或猪误食而人消化道。

(三)中华枝睾吸虫

成虫寄生在人、猫、狗等的肝脏的胆管中;第一中间寄主是螺,第二中间寄主是鱼。成虫寿命可达20～30年或更长时间,能不断排卵并随胆汁进入消化道与粪便一起排出体外。虫卵孵出幼虫后遇到淡水螺类并被吞食后,则在螺体内发育成第二期幼虫即尾蚴;尾蚴从螺体内逸出,如果遇到淡水鱼虾则附着于其体表并侵入鱼虾组织,再形成具有感染性的幼虫即囊蚴。这时如果人、猫生食了被囊蚴污染的鱼虾均可引起感染发病。

(四)猪带绦虫

猪带绦虫的成虫白色带状,全长为2～4m,有700～1000个节片。虫体分头节、颈部和节片三个部分(图11-34)。头节圆球形,前端中央为顶突,顶突上有25～50个小沟,排成内外两圈,顶突下有4个圆形的吸盘,这些都是适应寄生生活的附着器官。绦虫的体壁与吸虫的基本相同,不同点是在皮层的表面具有很多的微毛,因而有助于通过皮层直接吸收营养。绦虫没有消化系统。绦虫颈部不分节,有很强的横向分裂



人体内：通过皮肤进入人体的尾蚴→成虫、交配、产卵→感染性卵（壳内已孵化为毛蚴）随人粪便排出体外

在钉螺内：毛蚴 →……→ 尾蚴（通过多代无性生殖）

图 11-33　日本血吸虫的生活史

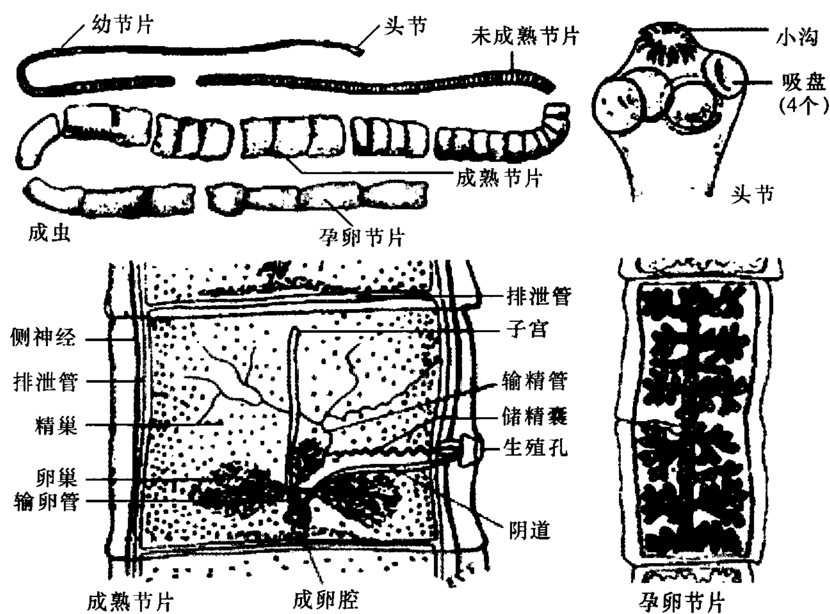


图 11-34　猪带绦虫

能力，产生大量的节片。自颈向后，节片可分为未成熟节片、成熟节片和妊娠节片三种。未成熟节片的宽大于长，内部生殖器官没有成熟；成熟节片近于方形，内有成熟的雌雄生殖器官；妊娠节片（又称孕卵节片）为长大于宽，内部几乎全被子宫所充塞，并且很容易脱落而随人的粪便排出体外。

成虫寄生在人小肠内，影响消化，引起腹泻，妊娠节片随粪便排出体外；中间寄主是猪，经食物进入猪口，具体在骨骼肌里，呈米粒状，俗称“米猪肉”，被人吃过而感染。其生活史见图 11-35。

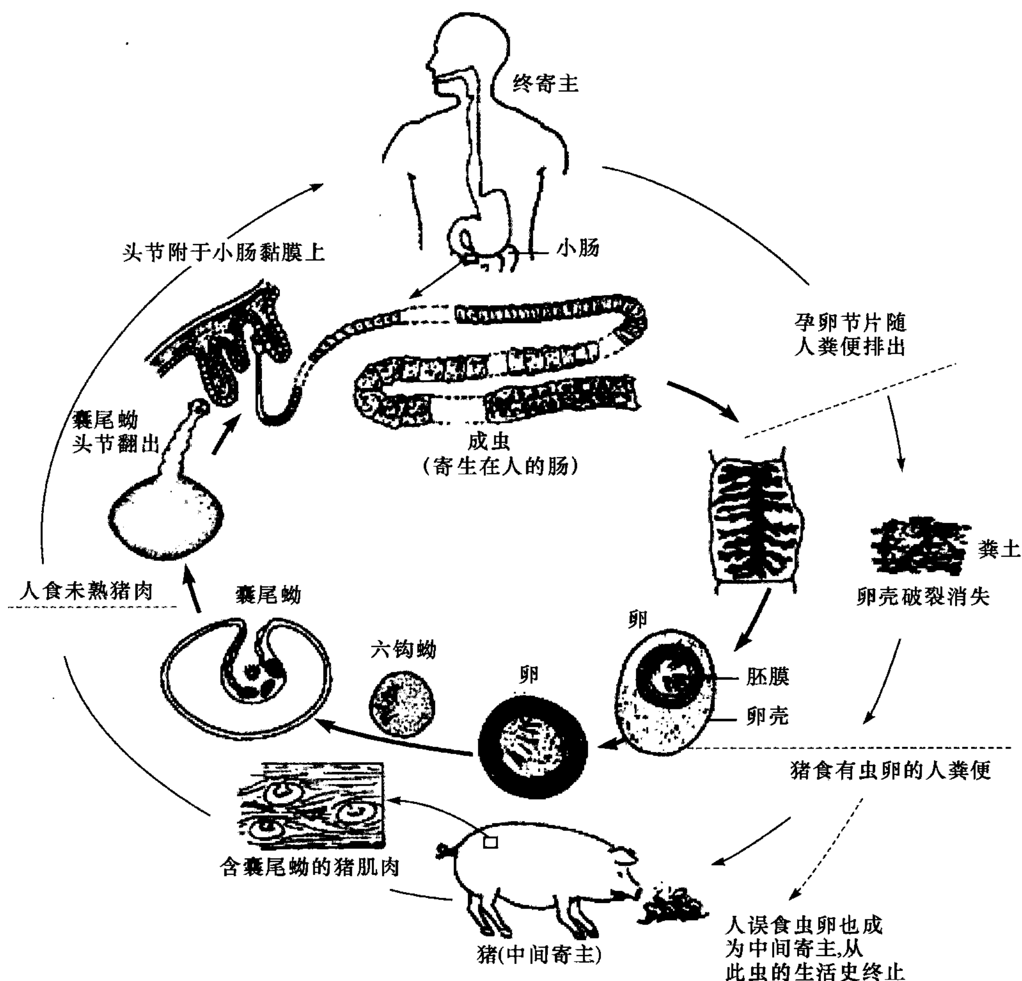


图 11-35　猪带绦虫的生活史

附：纽形动物门和颚胃动物门　纽形动物是动物界最早出现有口、肛门和循环系统（但没有心脏，闭管式）的动物，几乎全是海产。身体线状、带状、圆柱状、有假分节现象。纽形动物和颚胃动物与扁形动物一样，都是两侧对称、原肾管、三胚层无体腔动物。

第六节　原体腔动物

原体腔动物是动物界中比较复杂的一个较大的类群。原体腔动物又称假体腔动物或线形动物，过去曾包括线虫纲、轮虫纲、腹毛纲、线形虫纲及棘头虫纲等 5 纲。这几类动物具有一些共同的特点：它们都是原体腔；发育完善的有口、有肛门的消化管；体表被角质膜；排泄器官属原肾系统；无呼吸系统和循环系统；多数雌雄异体。

以上特点都是原体腔动物的进化标志。但原体腔动物中的各类群在演化上的亲缘关系不很密切，形态

结构上存在着明显的差异，因而当今多数学者认为，原体腔动物中各类群应各自列为独立的门。

一、线虫动物门

线虫动物门已知的种类约有15000种，有人估计为50万种，这样就成了动物界中仅次于节肢动物门的第二大门，分布极广，数量也极大。

（一）形态结构

1.外部形态　线虫头部不明显，有6或3个唇瓣围绕着口（图11-36），身体细长圆柱形，两端尖、常末端更尖，雄虫末端常弯曲（图11-37）。土壤线虫和植物线虫身体多微小，最小的体长只有0.2mm。

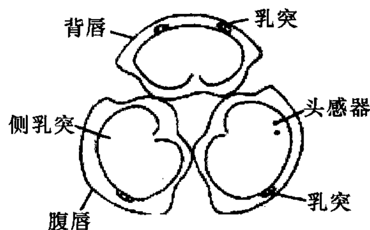


图11-36　人蛔虫的前端

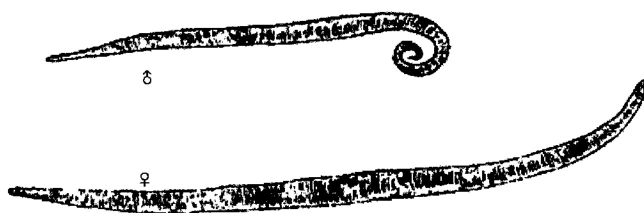


图11-37　人蛔虫的外部形态

2.体壁　由角质层（无纤毛）、表皮层（合胞体）和肌肉层（只有纵肌，属于斜纹肌）共同构成（图11-38），又称皮肌囊。由于只有纵肌，因而只能进行蛇行摆动。角质层有保护作用。线虫在生长发育过程中，有几次脱去旧的角质层，长出新的角质膜，称为蜕皮。线虫在两次蜕皮间及最后一次蜕皮后均有生长。

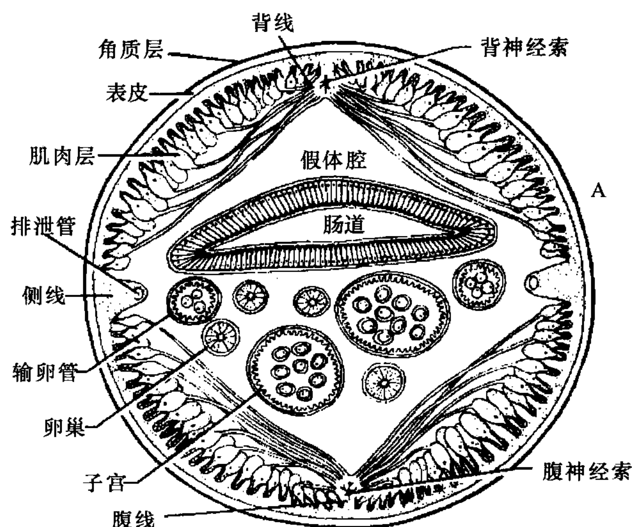


图11-38　线虫的横切（A）及肌细胞（B）

3.消化系统　完全消化系统（图11-39）。分为前、中、后肠。具有消化和吸收功能的是中肠，由内胚层的单层细胞构成；前、后肠均由外胚层内陷形成，并且内表面有角质层。自由生活的种类在中肠进行细胞外消化。寄生种类，蛔虫的消化管简单，有退化趋势，无消化腺，直接吸食寄主消化道内已消化或半消化的物质，一般可以直接吸收。

没有专门的呼吸和循环系统。自由生活的线虫，借体表直接与外界水体之间进行气体交换。寄生的线虫，和寄生的吸虫一样，可行厌氧呼吸。原体腔内的液体流动起到简单的循环作用。

4.原体腔　其内的液体流动有简单的循环作用。

5.排泄系统　线虫动物排泄系统的结构与功能类似于扁虫的原肾管，吸收体腔液中的代谢产物排出体外；属原肾管型，但没有焰细胞。

6.神经系统和感觉器官　由围咽神经环和由此向前发出的6条神经、向后发出的6条神经索组成（图

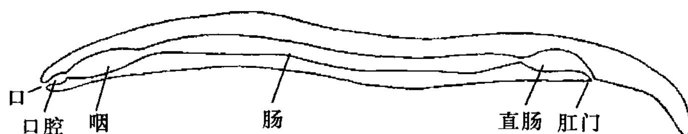


图 11-39　线虫的消化系统图解

11-40)。线虫的感觉器官不发达,头感器凹陷内有一感觉毛,可感受化学刺激;寄生种类的头感器不发达,而尾感器发达。

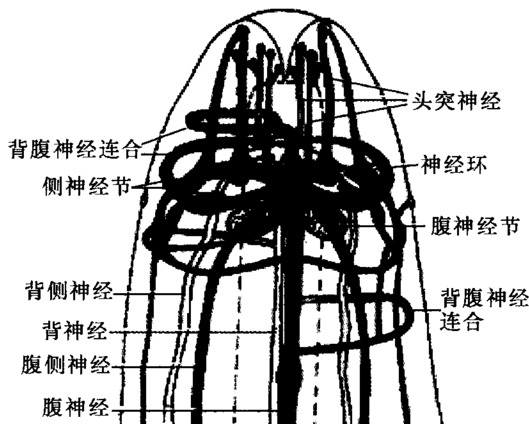


图 11-40　线虫的神经系统

(二)生殖和发育

大多数线虫不但是雌雄异体,而且是雌雄异形,雄性个体更小;体内子宫中受精而体外发育。自由生活的种类产卵量小,寄生性的种类产卵量大。卵孵化后,除生殖系统以外,细胞分裂一般停止。

(三)生活方式

有的种类自由生活,在海水、淡水、土壤中都有,数量极大。有的营寄生生活,如蛔虫、蛲虫、十二指肠钩虫寄生在人的消化道内,丝虫寄生在人体的淋巴系统内而引起"橡皮病";旋毛虫寄生于猪、猫和狗的体内;小麦线虫寄生在小麦的穗上,使麦粒形成虫瘿。

综上所述,线虫动物的主要特征是:体表有角质层;假体腔,有简单的流动循环;完全消化管。

二、其他线形动物

(一)轮虫门

轮虫门的动物个体微小(<2mm),形态多样,广泛分布于淡水水域,是淡水浮游动物的主要类群。少数栖息于海水或潮湿的地壤中。轮虫头部都有一轮盘(图 11-41),成体细胞数目固定,大约只有 1000 个细胞。

(二)腹毛门

腹毛门的动物个体很小,长仅 0.07～0.6mm,生活在海水和淡水的底部,形态近似轮虫,但体表有纤毛且主要分布于腹面,身体其余部分布满刺或鳞,体后端分叉(图 11-41)。

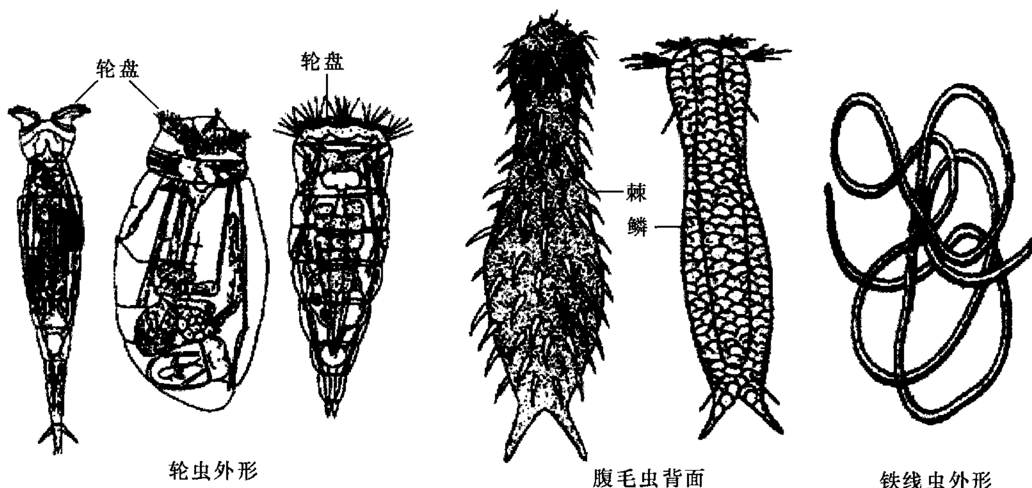


图 11-41　其他几类线形动物

（三）线形虫门

线形虫门的动物个体似线虫（图 11-41），但更细长，可达 1m 长，直径 0.3～3mm；无侧线，消化管退化，无排泄器官；生活在淡水、海水和潮湿土壤中。幼虫多寄生于昆虫体内，成虫在水中自由生活。

假体腔动物的进化特征是：假体腔；完全消化道，有口有肛门，食物在消化道腔中进行细胞外消化。其进化地位：假体腔动物是动物界中最早出现体腔的一类动物。

第七节 环节动物门

一、代表动物——环毛蚓

环毛蚯是自然界最为常见的蚯蚓，生活在土壤中，昼伏夜出，以腐败有机物为食，也摄食植物的茎、叶等碎片。蚯蚓可使土壤疏松、改良土壤、提高肥力，促进农业增产。全球上的蚯蚓约有 1800 多种。

（一）外部形态

1. 体形　蚯蚓体呈圆柱状，细长，同律分节（图 11-42）。头部不明显，由围口节及其前的口前叶组成。口前叶膨胀时，可伸缩蠕动，有掘土、摄食、触觉等功能。

2. 生殖带与生殖孔　性成熟个体，第ⅩⅣ～ⅩⅥ体节色暗，肿胀，无节间沟，无刚毛，如戒指状，称为生殖带或环带。生殖带的形态和位置因属不同而异。生殖带的上皮为腺质上皮，其分泌物在生殖时期可形成卵茧。生殖带的第一节，即第ⅩⅣ节的腹面中央有一个雌性生殖孔；第ⅩⅧ体节腹侧两侧各有一个雄性生殖孔。

3. 纳精囊与纳精孔　纳精孔 2～4 对，有种的特异性，分别位于Ⅵ/Ⅶ、Ⅶ/Ⅷ、Ⅷ/Ⅸ等的节间沟的腹面两侧。纳精囊有暂时贮存异体精子和为自身卵细胞供给精子的作用。

4. 背孔及其分布　自Ⅺ/Ⅻ节间沟开始，于背线处有背孔，可排出体腔液，以湿润体表，有利于皮肤呼吸和在土壤中穿行。

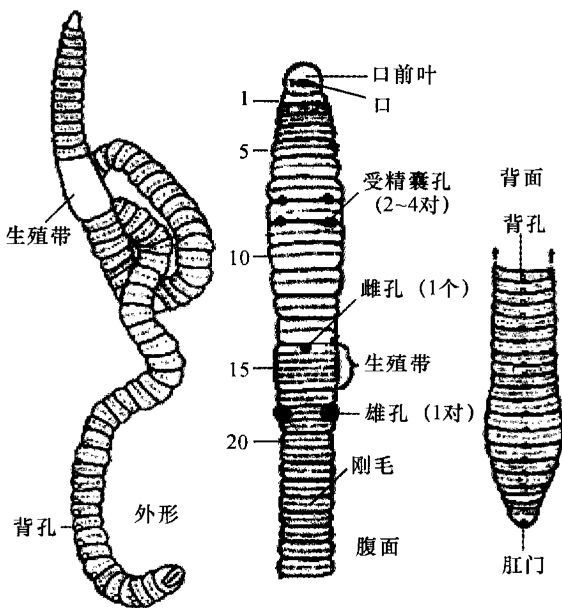


图 11-42　环毛蚓

（二）内部结构

1. 体壁和真体腔　如图 11-43，蚯蚓的体壁是一个皮肤肌肉囊，从外而内分别由角质层、上皮、环肌层、纵肌层和体腔上皮等构成。角质层极薄，有小孔，上皮细胞之间的腺细胞分泌出黏液通过小孔到体表，以湿润体表。上皮层分布有感觉细胞构成的感觉器，包括感光细胞。在上皮层以下有一薄层的神经组织。蚯蚓体壁的肌肉属于斜纹肌。

蚯蚓的体腔是真体腔，内脏器官位于其中。体腔内充满体液，含有淋巴细胞、变形细胞、黏液细胞等。体腔被隔膜依体节分隔成多数体腔室，各室有小孔相通。每一体腔室由左右二体腔囊发育形成。

2. 消化系统　消化管纵行于体腔中央，管壁肌层发达，可增进蠕动和消化机能。消化管分为前肠、中肠和后肠（图 11-44）。

（1）前肠　分化为口、口腔、咽、食管、砂囊。口腔能从口翻出以摄取食物；咽的肌肉发达，可辅助摄食；砂囊肌肉发达，内衬一层的角质膜，能磨碎食物，也有初步的化学性消化的作用。

（2）中肠　分化为胃和肠。胃多血管和多腺体。肠粗大，背侧中央凹入成一盲道，增加吸收面积；肠的后段两侧向前伸出一对锥状盲肠，能分泌多种消化酶，是重要的消化腺，所以肠的主要作用是消化和吸收。

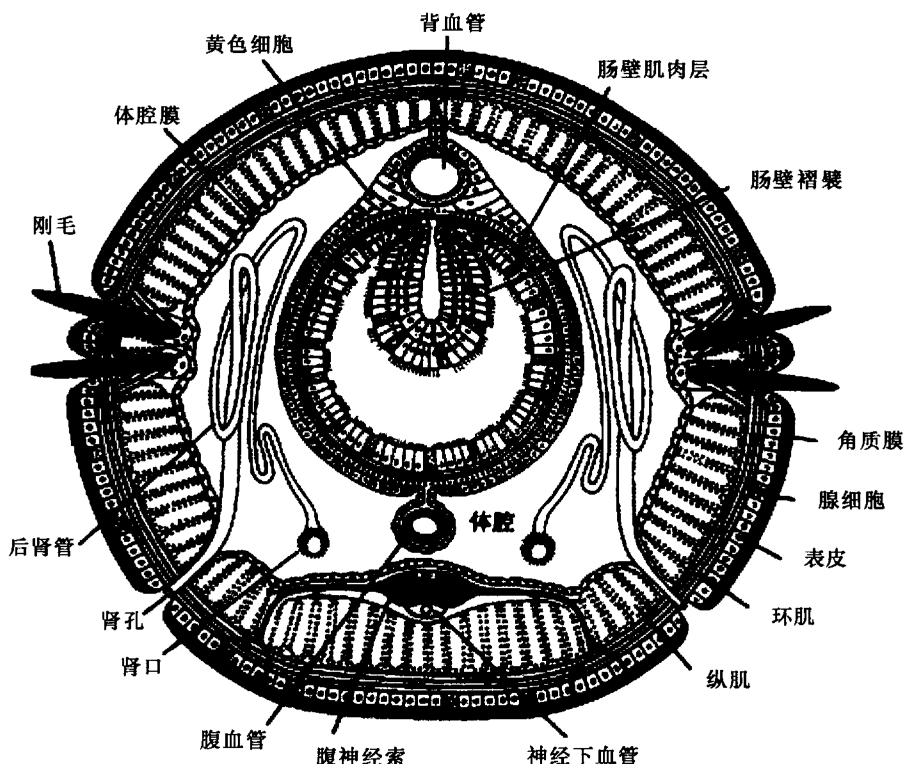


图 11-43 环毛蚓的横切面

(3)后肠 后肠短,以肛门开口于体表。

3.循环系统 由纵血管、环血管和微血管组成,属于闭管式。血管的内腔由原体腔被真体腔不断扩大排挤、残留的间隙形成。背血管与心脏一起成为血液循环的动力器官。

纵血管主要有背血管、腹血管和神经下血管三条(图 11-44)。血流方向是:背血管可搏动,血流自后向前;在腹血管和神经下血管中,血流自前向后。

环血管主要有弓形的心脏 4 或 5 对,在体前部,位置因种类有别;心脏连背、腹血管,可搏动,内有瓣膜,血液自背侧向腹侧流动。壁血管连于背血管和神经下血管,除体前端部分外,一般每体节一对,收集体壁上的血液入背血管。

4.呼吸系统 蚯蚓以体表进行气体交换,氧溶于体表湿润薄膜中,再涌入角质膜及上皮,到达微血管中,由血浆中血红蛋白输送。蚯蚓的上皮分泌黏液,背孔排出体腔液,保持体表湿润,有利于体表呼吸。

5.排泄系统 排泄功能由后肾管和黄色细胞完成。蚯蚓的排泄器官为后肾管,一般种类每体节具一对典型的后肾管,称为大肾管。

(1)后肾管的基本结构 各类后肾管为管状结构(图 11-45),外有毛细血管网包围;一端以肾孔开口于体表或消化道腔,另一端或以肾口或以盲端位于体腔液中。后肾管来源于外胚层。

(2)后肾管类型和分布 环毛蚓没有大肾管,每节都有很多小肾管,主要分为体壁小肾管、咽头小肾管和隔膜小肾管三个类型。

环毛蚓的隔膜小肾管位于第ⅩⅣ体节以后各隔膜的后侧中,一般每侧有 40～50 条,其一端呈漏斗状,为肾口,具纤毛,开口于体腔中,另一端以肾孔开口于肠腔。体壁小肾管位于体壁内面,极小,每体节约有 200～250 条,内端无肾口,肾孔开口于体表。咽头小肾管位于咽部及食管两侧,无肾口,肾孔开口于咽。

隔膜小肾管	肾孔:开口于肠腔 肾管 肾口:开口于体腔
体壁小肾管	肾孔:开口于体表 肾管 盲端:位于体腔
咽头小肾管	肾孔:开口于咽和食管内 肾管 盲端:位于体腔

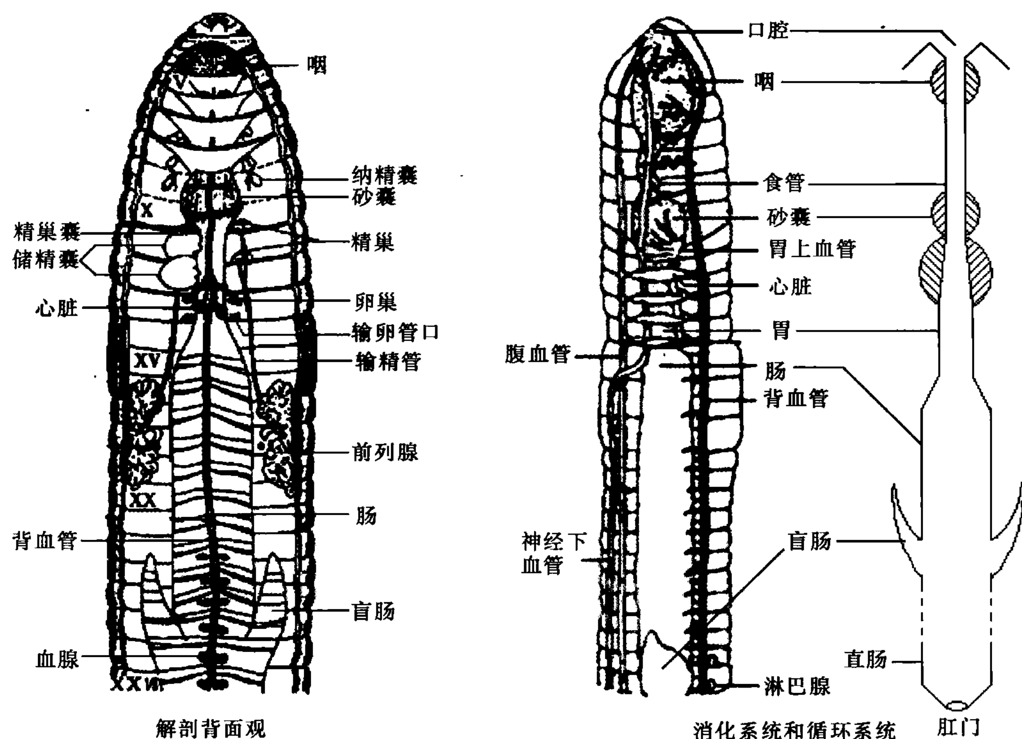


图 11-44　环毛蚓的部分结构

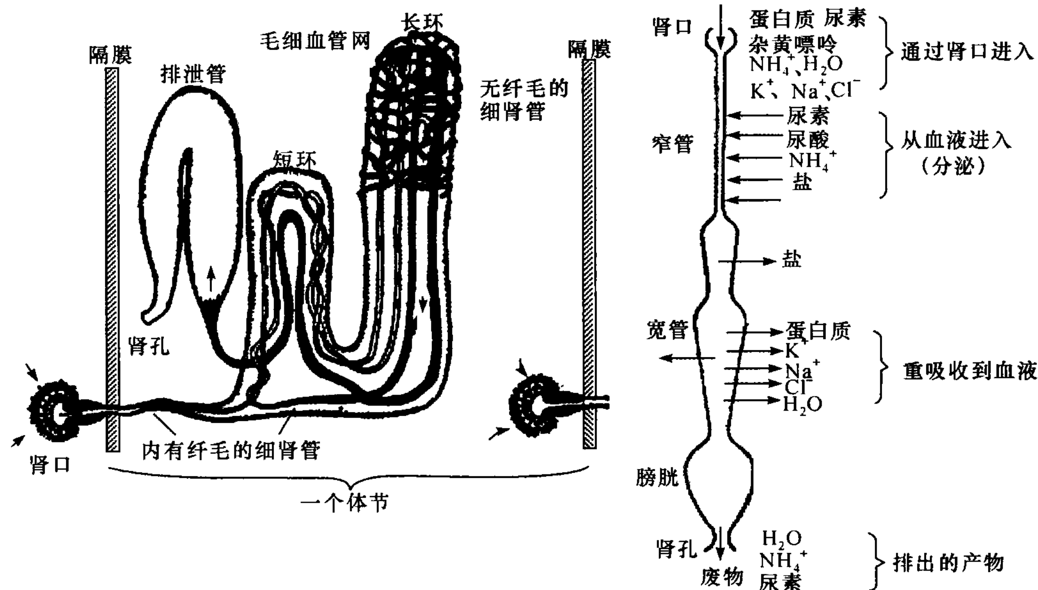


图 11-45　蚯蚓大肾管及排泄机理示意图

(3)排泄过程　部分体腔液经肾口漏斗纤毛的摆动进入肾管，通过肾管（肾管外密被毛细血管网）的重吸收作用（吸收其中的有用物质进入血液）和分泌作用（将血液中废物分泌到肾管中）而成尿液，经肾孔排出体表或排入消化道。肠外的黄色细胞可吸收代谢终产物，后脱落在体腔液中，再入肾口，由肾管排出，如图 11-45。

6. 神经系统与感觉器官　蚯蚓为典型的链状神经系统(图11-46),位于腹面。感觉器官不发达,体壁上的小突起为体表感觉乳突,有触觉功能;口腔感觉器有嗅觉功能;光感受器广泛分布于体表,口前叶及体前几节较多,腹面无,可辨别光的强弱,有避强光趋弱光的反应。

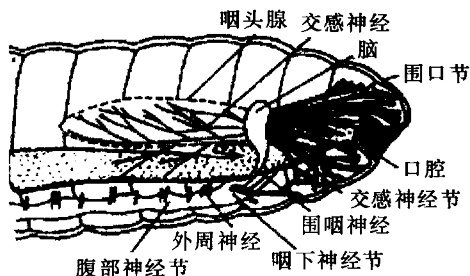


图11-46　蚯蚓的神经系统

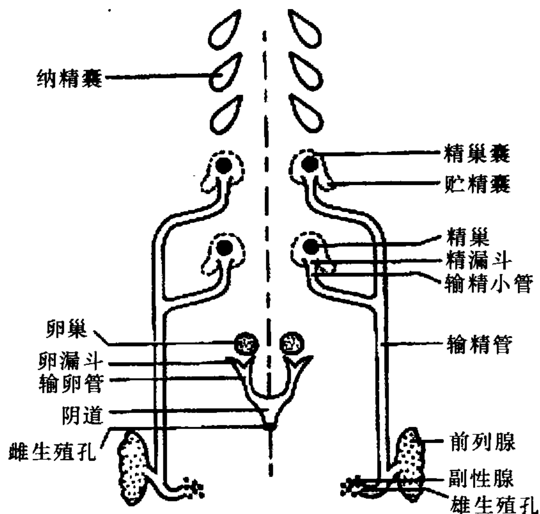


图11-47　环毛蚓的生殖系统

7. 生殖系统　雌雄同体,异体受精。生殖器官集中在体前部少数体节内。

(1)雌性生殖器官　主要包括卵巢和输卵管,以及纳精囊(图11-47)。有卵巢一对,位于第ⅩⅢ体节,后各有一短的输卵管,每一个输卵管以卵漏斗接近卵巢。两输卵管在第ⅩⅣ体节腹神经索下会合,并以一个雌生殖孔开口于此节腹中线上。纳精囊又称受精囊,三对,位于第Ⅶ、Ⅷ、Ⅸ体节内,分别以纳精囊孔开口于6/7、7/8、8/9体节之间腹面两侧。纳精囊有储存异体精子的作用。

(2)雄性生殖器官　主要包括精巢和输精管、精巢囊、储精囊和前列腺(图11-44,47)。精巢二对,很小,位于第Ⅹ和Ⅺ体节内的精巢囊内;精漏斗二对,紧靠精巢下方,后接输精管。二输精管于第ⅩⅧ体节处与前列腺管汇合,并各以一个雄性生殖孔开口于腹面两侧。前列腺一对,各位于雄生殖孔的一侧,前列腺管开口于输精管末端,分泌的黏液与精子的活动和营养有关。精巢囊与其后的储精囊相通,储精囊内充满营养液。精巢产生的精细胞先入储精囊内发育,待发育成精子后,再回到精巢囊内,经精漏斗由输精管输出。

(三)生殖与发育

蚯蚓一般行有性生殖,也有人报道环毛蚓有孤雌生殖。

1. 交配与受精　蚯蚓的精子与卵不同时成熟,故生殖时为异体受精,有交配现象。交配时,各自的雄生殖孔靠近对方的纳精囊孔,以生殖孔突起将精液送入对方的纳精囊内。待卵成熟后,生殖带分泌黏稠物质,于生殖带外形成黏液管,排卵于其中。之后黏液管与环带分离,当蚯蚓后退移动时,纳精囊孔移到黏液管时,即向管中排放精子。精、卵在黏液管内完成受精,最后蚯蚓退出黏液管,管留在土壤中,两端被外层黏液物封闭形成卵茧。一个卵茧内可有1～3个受精卵。

2. 个体发育　受精卵在卵茧内经完全不均等卵裂,发育成囊胚,以内陷法形成原肠胚,直接发育,无担轮幼虫期。经2～3周即孵化出小蚯蚓,破茧而出。

二、环节动物的主要特征

(一)同律分节

环节动物除体前端二节和末一节外,其他体节在形态上基本相似。

(二)疣足与刚毛

疣足与刚毛是环节动物的运动器官,增强了运动能力。大多数环节动物都具有刚毛,海产类的一般有疣足。疣足是由体壁向外伸出的扁平突起,是动物原始的附肢形式,上面有刚毛,一般每个体节1对。有的种类,如蚯蚓体壁上只保留刚毛而没有疣足;蛭类,疣足和刚毛都没有,依靠吸盘及体壁肌肉的收缩进行运动。皮肤上皮内陷形成刚毛囊,刚毛囊底部一个大的形成细胞分泌几丁质构成刚毛。

(三)发达的真体腔

真体腔的形成方式是裂体腔法。真体腔的外侧有由中胚层分裂分化而来的体壁肌层和壁体腔膜,内侧有由中胚层分裂分化而来的脏体腔膜和消化道肌肉。有了肌肉参与肠壁的形成,使肠能自主蠕动而提高消化能力,同时为消化、循环、排泄和生殖系统的结构和功能的进一步完善创造了条件。

(四)闭管式循环系统

环节动物的循环系统一般都是闭管式的。

1.闭管式循环系统的胚胎来源　各循环管腔是由胚胎发育过程中囊胚腔发育而来的,是真体腔的发展而被排斥的残存的原体腔。

2.闭管式循环系统的组成　由动脉、静脉、心脏和毛细血管共同组成。血液在心血管中定向流动,大大提高了运输的能力。

蛭类中,真体腔为结缔组织所填满而缩小,并形成了不同的血窦,背血管和腹血管存在于血窦中,所以蛭类的循环系统已经不是完全的闭管式循环系统了,实际上是血体腔系统。

3.呼吸色素　有血红蛋白、血绿蛋白、蚯蚓血红蛋白三种类型,有的种类个体同时含有2种或3种呼吸色素;呼吸色素存在于血浆中。多毛类中极少数种类血细胞中含有血红蛋白。

(五)消化与取食

1.消化系统　消化道纵行于体腔中央,肠壁有发达的肌肉,可增进蠕动和消化机能。消化道一般为:口、咽(或吻)、食道、肠、直肠、肛门。有的消化道上有盲肠,并与肠道一样可以分泌消化酶;肠前端的上皮细胞能分泌蛋白酶和纤维素酶。有的背中线有凹陷的盲道以增加吸收面积。肠壁的外周体腔膜细胞成为黄色细胞构成黄色组织,是脂肪及糖元合成及贮存的中心,也能使氨基酸脱氨基形成氨及尿素,而参与排泄。

蛭类中多数种类为吸血的半寄生种类,具口吸盘和后吸盘,口在口吸盘内;咽壁肌肉发达,周围还有可以分泌抗凝血素(蛭素)的单细胞唾液腺,有防止寄主血液凝固的作用。

2.食性　很杂,有肉食性的、寄生或半寄生性的、腐食性的。食性与环节动物的生活方式有密切关系。如多毛类中游走生活的多为肉食性,隐居的多为腐生性的。

(六)后肾排泄系统和皮肤呼吸

1.排泄系统

(1)原肾(管)型　为多毛类中的原始种类所具有。

(2)后肾(管)型　为多数环节动物所具有,后肾管来源于外胚层,如环毛蚓的三类小肾管都是后肾管。

(3)排泄管　有些种类如多毛类由体腔上皮形成管子,称体腔管,多开口于体表。有排出代谢终产物功能的称排泄管,排出生殖细胞的称生殖管。有些种类的后肾管与体腔管合并,形成混合肾,除排泄以外,在生殖季节可排出生殖细胞。

2.呼吸系统　环节动物无特殊的呼吸系统;环毛蚓靠皮肤呼吸,皮肤下分布有丰富的毛细血管。

(七)链状神经系统

1.神经系统的组成　环节动物的神经系统更为集中,体前端咽背侧有1对咽上神经节愈合成的脑,左右由一对围咽神经与一对愈合的咽下神经节相连。自此向后伸的腹神经索纵贯全身(图11-48)。腹神经索由两条纵行的腹神经合并而成,在每体节内形成一神经节,整体形似链索状,故称链状神经系统。每一神经节发出2～5根侧神经。

脑可以控制全身的运动和感觉,腹神经节发出神经至体壁和各器官,司反射作用。

2.具简单的反射弧　蚯蚓的反射弧由三种神经元构成:感觉神经元的细胞体位于表皮细胞之间,联络神经元和运动神经元细胞体位于神经节中。

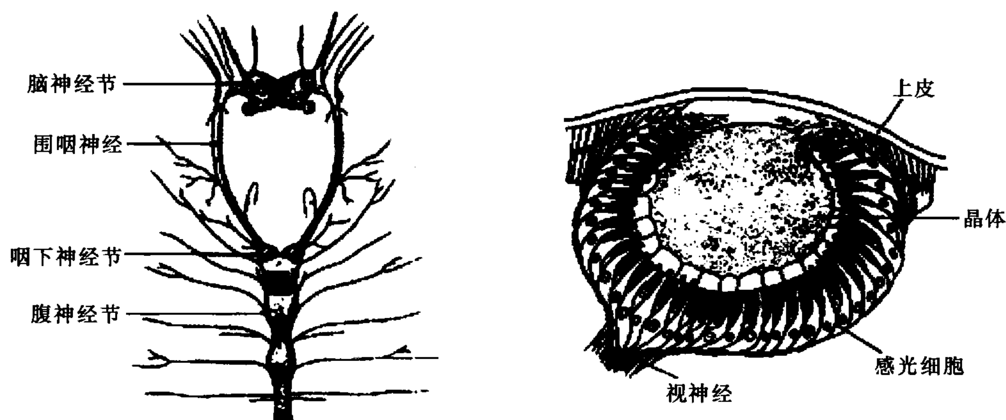


图 11-48　沙蚕的神经系统(左)和眼的结构(右)

3.感觉器官　自由运动的多毛类感觉器官比较发达,有可以感光的眼、化学感受器和平衡囊等。有的眼结构比较复杂,有角膜、晶体、感光细胞和色素细胞(图 11-48)。

(八)生殖系统和个体发育

1.生殖系统和生殖细胞的发生　生殖细胞由体腔上皮发生,生殖管起源于体腔膜向外突出的体腔管。有些种类的生殖腺固定地发生在某些体节上,成熟的生殖细胞由生殖管输出体外,如蚯蚓。

2.生殖类型　有无性生殖和有性生殖两类。多毛纲绝大多数行有性生殖,雌雄异体,体外受精,行螺旋卵裂,海洋类的原肠胚后为担轮幼虫(图 11-49)期。寡毛纲的一些水生种类有横分裂或出芽方式的无性生殖,其他大多种类行有性生殖,大多雌雄同体但异体交配。

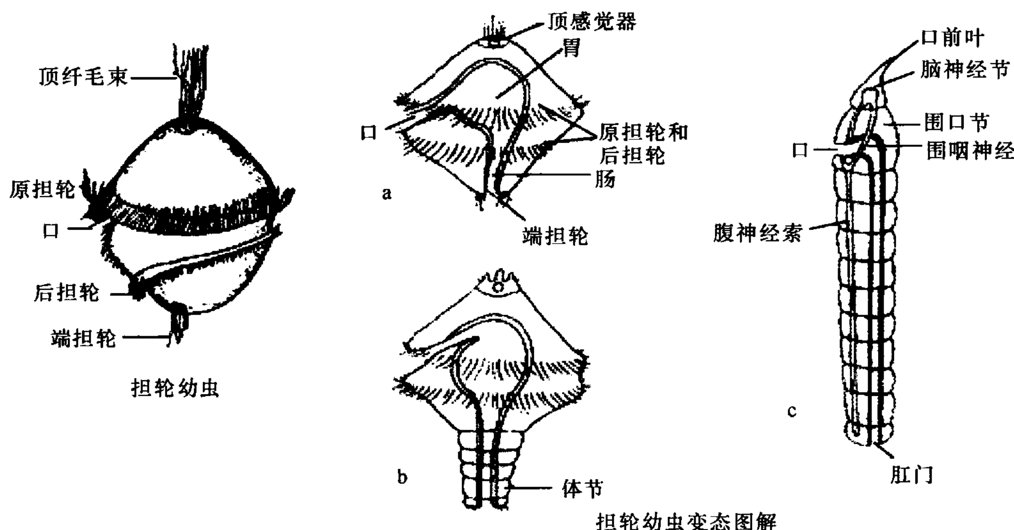


图 11-49　多毛类的担轮幼虫

综上所述,环节动物的主要特征是:同律分节、发达的真体腔、闭管式循环系统、疣足和刚毛、链状神经系统,有自由生活的、穴居生活的,也有半寄生生活的,有水生也有陆生。因此说,环节动物是身体分节的真体腔原口动物。

三、环节动物的分类和进化

环节动物的进化特征是:同律分节、发达的真体腔、闭管式循环系统、疣足、链状神经系统。

环节动物的进化地位是:环节动物介于软体动物和节肢动物之间,是高等无脊椎动物的开始。

环节动物的主要类群见表 11-4。

表 11-4　环节动物的主要类群

项　目	多毛纲	寡毛纲	蛭纲
习 性	大多海洋、极少数淡水生活	水、陆生均有	水、陆生均有
头 部	明显，感官发达	退化	无触手触须等感觉器官
疣 足	有	退化，以刚毛协助运动	无疣足无刚毛
生 殖	无环带、雌雄异体	成熟时有环带，雌雄同体，异体受精	同寡毛纲
生活史	海洋类有担轮幼虫期	直接发育	直接发育
其 他			有前吸盘和后吸盘、大多营暂时性外寄生
常见类型	沙蚕、沙蝎	各种蚯蚓	各种蛭

第八节　软体动物门

一、代表动物——无齿蚌

无齿蚌又称河蚌，分布广，生活在淡水湖泊、池沼、河流等水底，半埋在泥沙中。

(一)外部形态

无齿蚌具有两瓣卵圆形外壳，左右同形，壳顶突出。壳端较圆。铰合部无齿，其外侧有韧带(图 11-50A)，依靠其弹性，可使二壳张开。壳面生长线明显。

壳的内面有肌肉附着的肌痕(图 11-50B)：外套膜痕、前闭壳肌痕与后闭壳肌痕、前缩足肌痕与后缩足肌痕、前伸足肌痕。

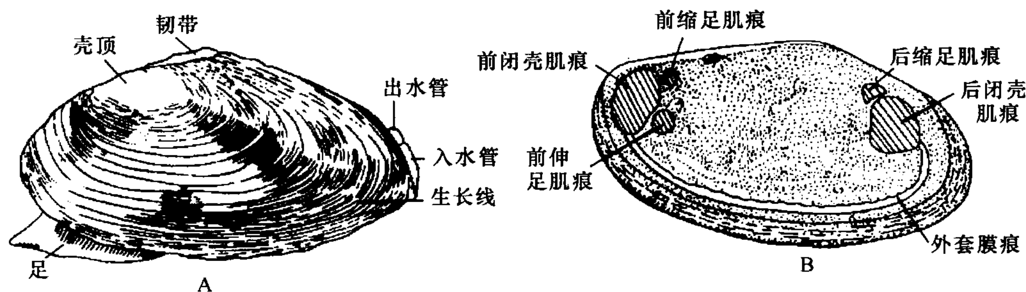


图 11-50　无齿蚌的外形(A)及右壳的内面观(B，示肌痕)

(二)内部结构

1. 外套膜　二片，分别紧贴在二壳内表面，包围蚌体，二套膜间为外套腔。外套膜内面上皮具纤毛，摆动可引起水流。两片套膜于后端处稍突出，相合成出水管和入水管(图 11-51)。入水管在腹侧，边缘褶皱，上有许多乳突状感觉器；出水管位于背侧，边缘光滑。

2. 足　呈斧状，左右侧扁，富肌肉。是运动器官。

3. 肌肉　与壳内面肌痕相对应，有前闭壳肌和后闭壳肌，连接左右壳，收缩可使壳关闭。前缩足肌、后缩足肌和伸足肌(图 11-51A)，一端连于足，一端附着在壳内面，可使足缩入和伸出。

4. 消化系统　口位于前闭壳肌下，为一横裂。口的两侧各有一对三角形触唇，大，密生纤毛，有感觉和摄食功能。口后依次是食道、胃、肠、直肠和肛门。一对肝脏以导管与膨大的胃相连，可分泌淀粉酶、蔗糖

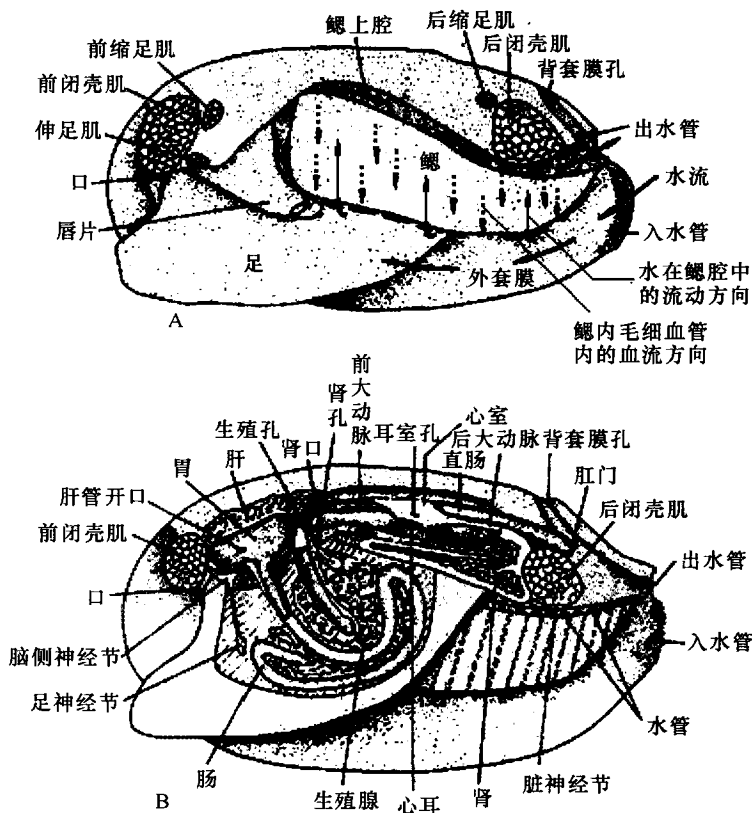


图 11-51 无齿蚌的结构

A. 除去左壳和套膜 B. 内部构造

酶。肠盘曲于内脏团中,后入围心腔与直肠相连,直肠穿过心室,肛门开口于后闭壳肌的上方,出水管附近(图 11-51B)。河蚌以有机质颗粒、轮虫、鞭毛虫、藻类、小甲壳类等为食。

5. 呼吸系统 呼吸系统主要由位于斧足两侧的两对鳃瓣组成,外套膜也有气体交换的功能。

(1)鳃瓣的结构 每个鳃瓣由内外 2 鳃小瓣构成,其前后缘愈合成"U"形,背缘为鳃上腔。鳃小瓣由许多纵行排列的鳃丝构成,表面有纤毛,各鳃丝间有横的丝间隔相连,上有小孔,称鳃孔。二鳃小瓣间有瓣间隔,将鳃小瓣间的鳃腔分隔成许多的水管。丝间隔与瓣间隔内均有血管分布,鳃丝内也有血管。

(2)呼吸的过程 由于鳃及外套膜上的纤毛摆动,引起水流,水由入水管进入外套腔,经鳃孔到鳃腔内,沿水管上行达鳃上腔,向后流动,经出水管排出体外。水经过鳃时,即进行气体交换。鳃表面的纤毛可滤食水中的微小食物颗粒,送至唇片,再入口,因此鳃可辅助摄食。

6. 循环系统 由心脏、血管、血窦组成,为开管式循环。心脏位于围心腔内,由一心室及二心耳构成(图 11-52)。心室向前、向后各伸出一条大动脉,以后分支成各级小动脉分布到外套膜及身体各部,最后汇集于血窦,入静脉,经肾静脉入肾,再入鳃静脉入鳃,而后经鳃静脉入心耳。血液循环过程见图 11-52。河蚌的血液循环有运输 O_2、营养和 CO_2 等废物的作用。

7. 排泄器官 蚌有一对肾,是后肾管特化形成的;还有围心腔腺。肾位于围心腔腹面左右两侧,以肾口开口于围心腔,以肾孔开口于内瓣鳃的鳃上腔前端。围心腔腺位于围心腔的前壁,富有血管,可收集代谢产物,排入围心腔,经肾排出体外。

8. 神经系统 无齿蚌具有三对神经节及其神经索(图 11-53):脑神经节一对,位于食道两侧;足神经节一对,结合在一起;脏神经节一对,愈合成蝶状,位于后闭壳肌的腹侧的上皮下面,较大。蚌的感官不发达。

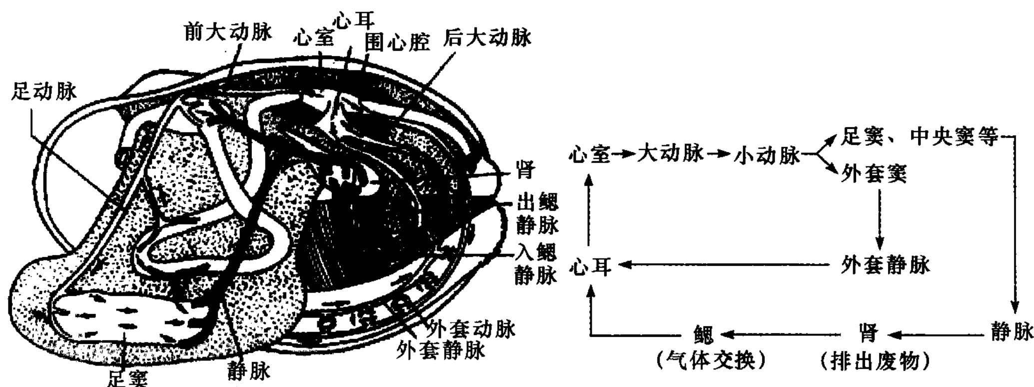


图 11-52　无齿蚌的血循环

9. 生殖和个体发育

(1)生殖器官　蚌为雌雄异体，生殖腺位足部背侧，呈葡萄状；精巢乳白色，卵巢淡黄色。生殖孔开口于肾孔的后下方(图11-51)。

(2)受精和个体发育　蚌的生殖季节一般在夏季，精卵在外瓣鳃的鳃腔内受精，并在此经螺旋卵裂，发育成囊胚，以外包和内陷法形成原肠胚，发育成幼体，在鳃腔中越冬。来年春季，幼体孵出，发育成河蚌特有的钩介幼虫(钩介幼虫有口无肛门)；钩介幼虫从鳃腔离开，寄生在鱼鳍或鱼鳃上并继续发育，经 2～5 周，变态发育成幼蚌，破囊离开鱼体而沉入水底生活。五年发育方达性成熟。

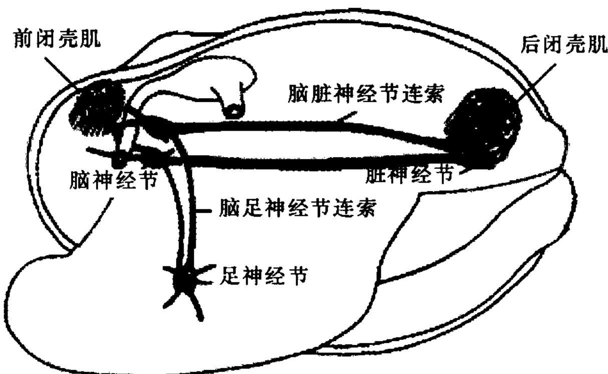


图 11-53　无齿蚌的神经系统模式图

二、软体动物的主要特征

(一)形态结构

1. 体制　身体柔软不分节，一般由头、足和内脏团三部组成，被包在外套膜中，并由外套膜分泌的石灰质的贝壳覆盖在体表。

(1)头部　位于身体的前端，有摄食和感觉的器官(主要是眼和触角)。行动快的软体动物，头部发达，如乌贼；不怎么动的类群，头很退化甚至没有，如河蚌。

(2)足　能自由运动的种类都有足，固着生活的足退化(如牡蛎)。

(3)内脏团　是内部器官集中的地方。

(4)外套膜　由身体背侧皮肤伸展而形成，因而有内、外两层上皮。外套膜与内脏团、足之间的腔为外套腔。腔内常有鳃、足，肛门、肾孔、生殖孔等开口于外套腔。外套膜内层上皮细胞纤毛的定向摆动使外套腔内产生水流，以便完成呼吸、生殖、排泄等生理活动。外套膜外层上皮能分泌石灰质，形成贝壳或珍珠。

乌贼、鱿鱼等的外套膜富有肌肉，成囊状，收缩时可使外套腔内的水流从漏斗状的开口快速喷出，推动身体向相反方向运动；由于漏斗管方向可作调整，因此身体也可以做前进或后退等不同方向的运动。陆生蜗牛的外套膜在螺旋形的贝壳形成囊状的满布血管的“肺”，有利于在空气中呼吸。

(5)假体腔和真体腔同在　假体腔存在于各组织间隙，内有血液流动，形成血窦。真体腔不发达，分为围心腔、生殖腔和排泄器官的内腔三部分。

2. 贝壳　贝壳是一种外骨骼，无脊椎动物的外骨骼都是由细胞的分泌物组成的，不含有细胞成分。多数种类的软体动物都有 1 个或 2 个，甚至 8 个贝壳。有的种类没有壳或退化，也有的种类的壳被外套膜包

裹在里面而成内壳。贝壳的主要成分是碳酸钙，有保护身体的作用。

贝壳从外向内可分为角质层、棱柱层和珍珠层三层(图 11-54)。角质层可保护钙质不被碳酸溶解。棱柱层由柱状的碳酸钙晶体构成，珍珠层由片状的碳酸钙构成。在生长过程中，贝壳的角质层和棱柱层由外套膜的边缘分泌形成，可随动物的生长逐渐加大，但不增厚；珍珠层为外套膜的整个外层上皮分泌而成，可随物质的生长而增加厚度。当软体动物的外套膜和贝壳间如果进入了砂粒或其他异物时，就会刺激珍珠层的分泌，将其包裹起来，并逐渐形成珍珠。

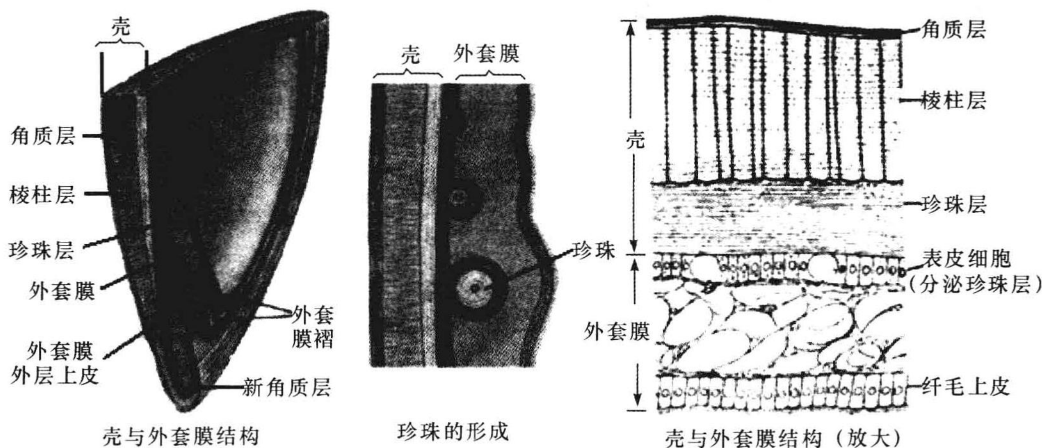


图 11-54 软体动物的贝壳与外套膜切面

角质层和棱柱层的生长是非连续的，由于食物和温度等因素影响外套膜的分泌机能，使贝壳的生长速度不同，因而在贝壳表面形成了生长线，表现出生长的快慢。

3. 消化系统 由口、口腔、胃、肠、肛门组成。食性复杂。肛门也是乌贼排墨汁的出口。口腔内有唾液腺，口腔壁有颚和齿舌，与摄食有关。齿舌表面有横向排列的许多角质齿，有刮取食物的作用。在无脊椎动物中，齿舌是软体动物所特有的(七鳃鳗也有齿舌)。

4. 呼吸器官 靠鳃、外套膜或外套膜形成的“肺”来完成。鳃是外套腔中体壁的突起，里面有血液流动；鳃一般有 1 对或 2 对，与心耳的数目相同。陆生种类无鳃，具有丰富毛细血管的外套腔，即“肺”(图11-55)。

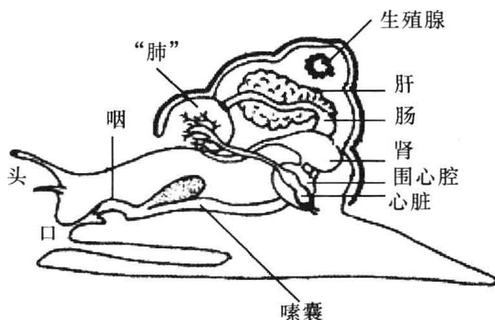


图 11-55 扁螺的“肺”

5. 循环系统 由心脏、血管、血窦和血液组成，开管式循环，但一些快速游泳的头足类为闭管式。心脏一般位于内脏团背侧围心腔内，由心耳和心室构成。心室一个，壁厚，能搏动，为血循环提供动力；心耳一个或成对，心耳与心室间有瓣膜，防止血液逆流。

6. 排泄系统 包括管状的肾脏(一般都属于后肾型)和围心腔腺。

(1)肾脏 肾脏由腺质部分和管状部分组成，腺质部分富血管，肾口具纤毛，开口于围心腔；管状部分内壁具纤毛，肾孔开口于外套腔。因而后肾管可排除围心腔中的代谢产物，也能排除血液中的代谢废物。

(2)围心腔腺　围心腔腺密布微血管,可排除代谢产物于围心腔内,再由肾管排出。

7.神经系统　有中枢神经系统的分化,典型的包括脑神经节、足神经节、侧神经节和脏神经节。脑神经节有神经连接头部的感觉器官;足神经节有神经通向足部;侧神经节有神经通外套膜和鳃;脏神经节有神经连接消化道等内脏。与快速运动相适应,头足类神经系统发达,神经节多集中在食道周围形成脑,并有软骨匣包围,这是无脊椎动物中唯一的。

软体动物已分化出触角、眼、嗅检器及平衡囊等灵敏的感觉器官。

(二)生殖和发育

雌雄同体(但异体受精)或异体,体外或体内受精。海产类的常有担轮幼虫和面盘幼虫时期(图 11-56),即变态发育;陆生种类则直接发育。田螺卵胎生;河蚌有钩介幼虫期;乌贼在外套腔受精并直接发育。

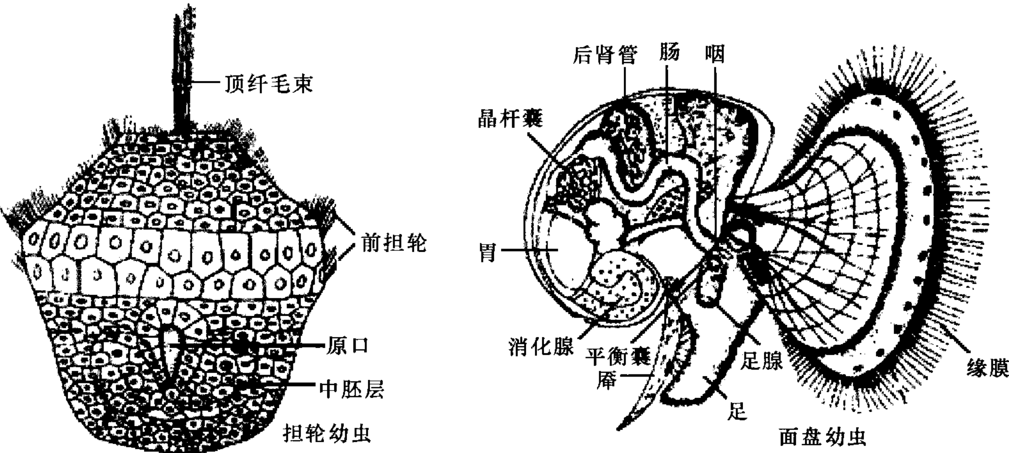


图 11-56　软体动物的幼虫

(三)生活方式

自由生活,有海洋、淡水和陆地生活;有肉食、植食和杂食。如海螺、贝类和章鱼、乌贼等是海洋生活的;淡水生活的有田螺、河蚌等;陆生的有蜗牛等。

软体动物大多数种类与人类关系密切,有的可食用、入药或为家禽家畜的饲料等;不少有害的种类与吸虫病的传播有关。

综上所述,软体动物的主要特征是:身体柔软,不分节,两侧对称或不对称,具有三个胚层和真体腔;身体分头、足、内脏团和外套膜 4 个部分,通常有贝壳;后肾型;出现了循环系统和呼吸器官;间接发育的软体动物具有担轮幼虫期。因此说,软体动物是身体不分节的真体腔原口动物。

三、软体动物的分类

软体动物种类多,是动物界仅次于节肢动物的第二个大群类,目前已经记录的软体动物大约有 13 万种,可分为无板纲、多板纲、单板纲、瓣鳃纲、掘足纲、腹足纲和头足纲。详见表 11-5。

表 11-5　软体动物的主要类群

项目	多板纲	腹足纲	瓣鳃纲	头足纲
别名		单壳类、螺类	无头类、双壳类	头足类
生活方式	全海洋生活	海水、淡水、陆地	水中生活,多数在海洋	全海洋生活,肉食性

续　表

项目	多板纲	腹足纲	瓣鳃纲	头足纲
体制特点	身体扁平,背有8个复瓦状排列的贝壳,头部不明显	体左右不对称,多有螺旋贝壳,头部明显,具眼和触角,足块状发达,陆生的以肺呼吸	体侧扁,左右贝壳一对及外套膜两片,头不明显,无口腔和齿舌,足斧状,鳃瓣状	原始种类有外壳、其他种类为内壳或无壳,具软骨,外套膜有发达的肌肉,足特化成腕和漏斗并着生于头部,头发达且两侧各有一发达的眼,闭管式循环,运动迅速
幼虫类型	担轮幼虫	海产的有担轮或面盘幼虫	海产的有担轮或面盘幼虫,淡水的有钩介幼虫	无担轮幼虫期或面盘幼虫期,直接发育
常见种类	各种石鳖	蜗牛、拟海牛、海兔、蛞蝓、鲍、宝贝和各种螺类(不含鹦鹉螺)	牡蛎、河蚌	乌贼、鹦鹉螺、鱿鱼、章鱼、蛸

四、进化特征和地位

软体动物的海产种类个体发生中为螺旋形卵裂,且具有担轮幼虫,排泄器官为后肾管,这些特点均与环节动物尤其是多毛类近似。所以有理由认为软体动物与环节动物在系统发生中有着共同的起源,在长期进化中,朝着不活动的生活方式发展,因而体节消失,产生了贝壳,运动器官和神经感官均趋于退化。

第九节　节肢动物门

一、节肢动物的主要特征

(一)异律分节且分区(部)

节肢动物的肢体异律分节,且分部:昆虫身体分为头部、胸部和腹部,甲壳类和蜘蛛类动物身体分为头胸部和腹部。随着身体的分部,器官趋于集中,机能也相应分化。如昆虫的头部是取食和感觉中心,胸部是运动中心,腹部则是生殖及代谢中心。

(二)分节的成对附肢

节肢动物每个体节几乎都有一对分节的附肢。不同体节上的附肢其分节、着生部位、形态都不相同,分化出了口器、触角、足以及辅助呼吸和生殖等各种形态。节肢动物的附肢与环节动物的疣足不同,实心、内有肌肉、分节且有关节,运动能力强又灵活。

从结构上看,节肢基本上可分双肢型和单肢型。双肢型较为原始,由原肢及其顶端发出的内肢和外肢三部分构成,原肢分为前基节、基节和底节(图11-57)。

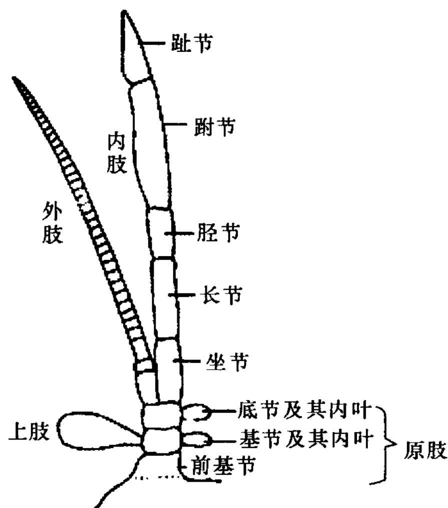


图11-57　双肢型节肢模式图

(三)外骨骼和肌肉

1.外骨骼　外骨骼是由一层上皮细胞向外分泌形成的,主要成分是几丁质和蛋白质,陆生种类的上表皮还含有蜡质,因而外骨骼坚硬而有保护和支持的作用。

外骨骼是非细胞结构,不能生长,因此节肢动物只有通过蜕去旧骨骼才能生长,并同时长出新骨骼。如图11-58,蜕皮

时上皮细胞分泌新的表皮层，同时分泌几丁质酶和蛋白酶，分解并吸收旧的表皮；而后，一般外骨骼在动物的背中线处破裂，个体从旧的外骨骼中钻出，迅速吞入空气和水分使身体延伸而长大，同时新的表皮层再鞣化变硬。



图 11-58　节肢动物蜕皮过程图解

2. 体壁肌肉　均为骨骼肌，不形成皮肌囊，已形成独立的肌肉束，附着于外骨骼内表面，通过杠杆原理牵引外骨骼运动。这些肌肉束往往成对地互相起拮抗作用。

（四）混合体腔和循环

1. 混合体腔的来源和分区　体壁与消化道之间的混合体腔是由真体腔的一部分和囊胚腔形成的（图 11-59），具体是：节肢动物在个体发育过程中，中胚层按体节形成成对的体腔囊，但不扩大，其囊壁的中胚层细胞也不形成体腔膜，而分别发育成有关的组织和器官，囊内的真体腔因此和囊外的囊胚腔合并成一个完整的混合体腔。混合体腔又称血腔或血窦，并分为背血窦、围脏血窦（又称肠血窦）和腹血窦。混合体腔内流动的是由体腔液和血液混合而成的血淋巴。

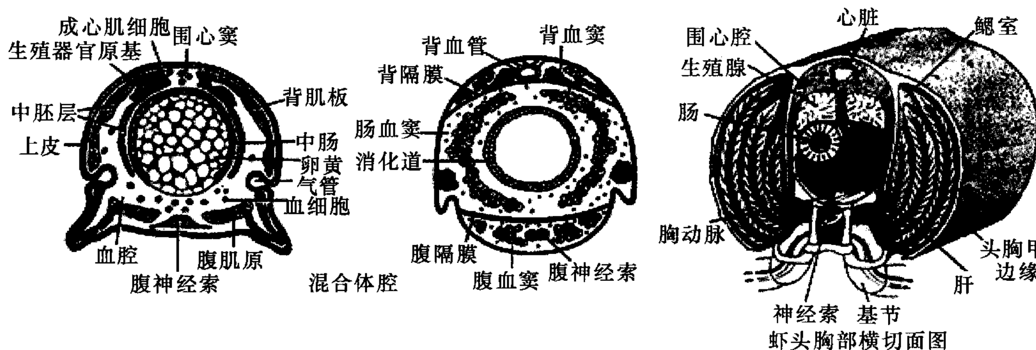


图 11-59　节肢动物混合体腔

2. 开管式循环及其作用

(1)开管式循环的结构和循环过程　节肢动物的循环系统十分简单，由具备多对心孔的管状心脏及由心脏前端发出的一条短动脉构成（图 11-60），位于消化道的背部。这条短动脉伸入头部，末端开口于血腔中；无微血管相连。昆虫心脏为狭长的管道，以抽吸泵的原理工作。两侧的翼肌收缩使心腔扩大，血淋巴（或血液）从心孔吸入，心壁固有肌收缩使血流经背大动脉进入头部血腔，再流到身体各部分的组织间隙中，因此节肢动物的循环系统是开管式的。后来这些血淋巴由身体各部的组织间隙逐渐汇集到内脏之间的混合体腔中，再通过心孔，回归心脏。心孔内侧有活瓣以防止血淋巴倒流。

(2)循环系统的复杂程度与呼吸方式有关　以体表呼吸的种类，循环系统没有或只有心脏；以气管呼吸的种类，只保留背部的管状心脏，血液在血腔中循环；以鳃呼吸的种类，循环系统发达。

(3)开管式循环的作用　昆虫等多数节肢动物的血淋巴只有输送养料和含 N 废物等的作用，而 O_2 和 CO_2 则全靠气管系统完成输送的。

（五）多样的呼吸和排泄器官

1. 呼吸器官　水生种类的呼吸器官是鳃或书鳃。鳃是体壁向外的突起；书鳃是体壁表皮细胞向外的突起或体壁整齐的折叠，似书页状。

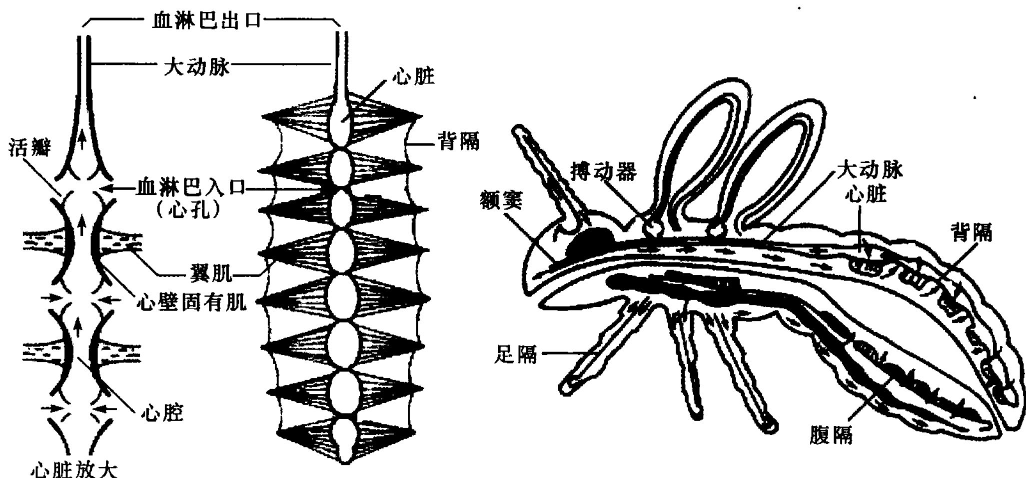


图 11-60　昆虫的背血管(左)和血淋巴循环示意图(引自堵南山等,1999)

陆生种类的呼吸器官是书肺或气管。书肺是体表内陷的折叠,能胀大和缩小,类似于呼吸动作,便于呼吸。气管在体内产生分支,末端以微气管分布到组织细胞之间,以气门开口于体表;一般每一体节有 1 对气孔,有的种类的气孔可以开闭,以减少体内水分散失(图 11-61)。昆虫的气管系统开始于胸部和腹部两侧的气孔;气孔一般都有瓣膜,可调节气孔的开关;气孔内部有膨大的气囊,气囊舒缩促进气体进出气管;气孔开关速度与昆虫的活动和代谢速率有关。气管壁上有几丁质的环纹,支撑气管,便于气体畅通。气孔通入体内的气管,气管一再分支,最后极细而薄的微气管深入到各组织细胞之间,以盲端而终。微气管不经过血液而直接与组织细胞之间进行气体交换。气管系统只能满足小型动物的呼吸需要。书肺和气管的这种结构,有助于保持体内水分;更有助于保持书肺和气管内表面形成一层水膜,便于气体交换,以适应陆地生活。

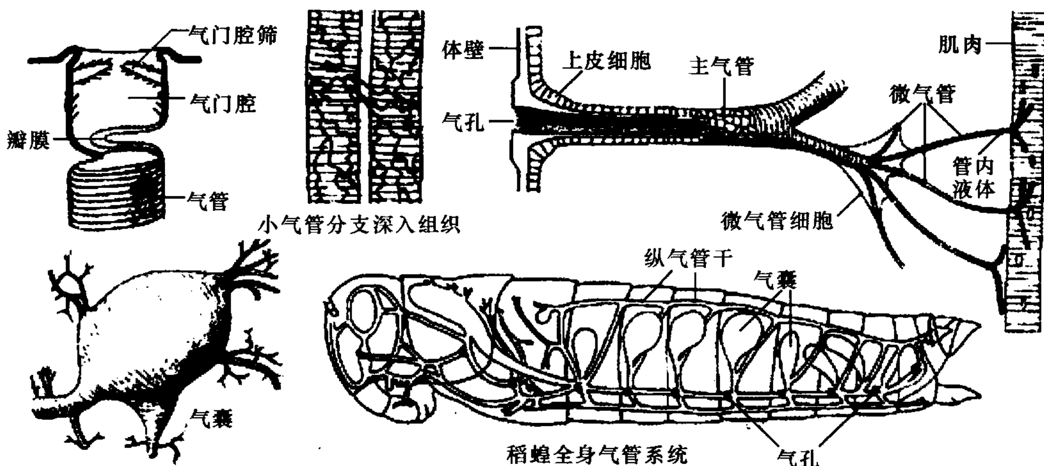


图 11-61　节肢动物的气管系统

很多小型的节肢动物没有专门的呼吸器官,靠体表呼吸,如剑水蚤、蚜虫和螨等。

2. 排泄器官　主要有腺体和马氏管两种类型。

(1)腺体　水生种类一般具有腺体,主要排氨,如甲壳类的绿腺(又称触角腺)和颚腺,蛛形纲的基节腺。腺体与后肾同源,呈囊状,开口(排泄孔)于体表;腺体的另一端为盲端,相当于残留的体腔囊与体腔管(图 11- 62A)。

(2)马氏管　马氏管是蛛形纲、多足纲和昆虫纲的排泄器官。马氏管是由内胚层(蛛形纲)或外胚层(昆虫纲)形成的单层细胞的盲管(图 11-62B),游离在血淋巴中并从中收集尿酸等废物,通过另一端开口于中、后肠交接处而排入肠腔。各种动物的马氏管数目不等,少的只有几条,多的可达几百条,但均为偶数。血淋

巴液中的可溶性物质(含废物)通过分泌或渗透作用进入马氏管,同时又可以经过马氏管和直肠对水分和离子进行重吸收,最终主要以结晶的尿酸通过肛门排出体外。这种排泄对于生活在干旱环境中的动物意义更大。

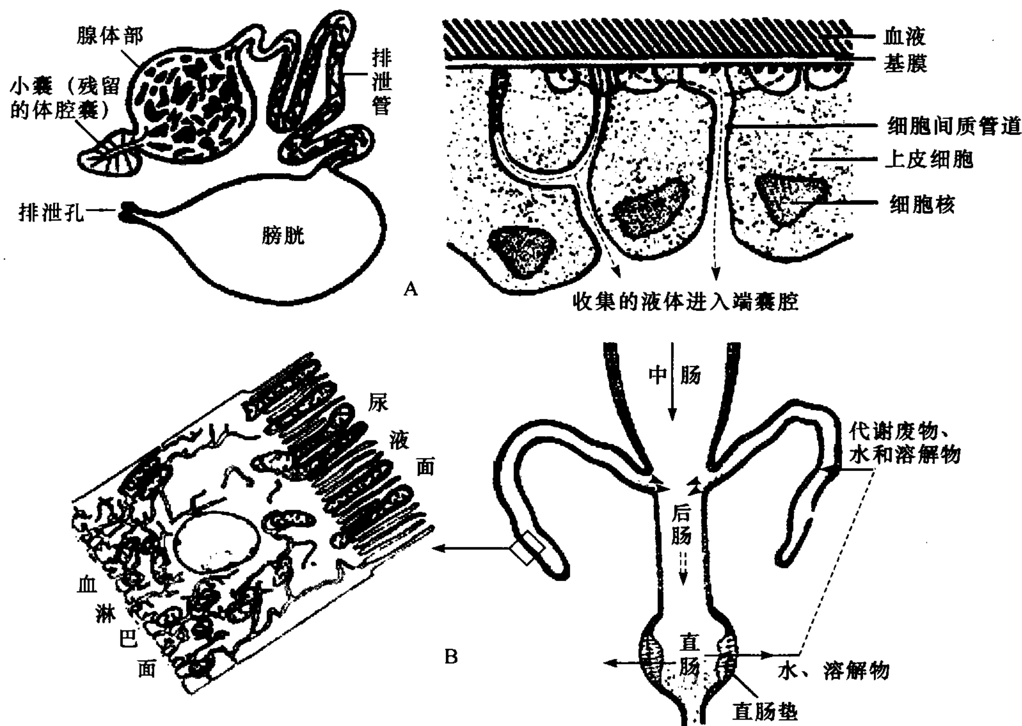


图 11-62　节肢动物的排泄器官

A. 后肾型绿腺　B. 马氏管

(六)消化系统和取食

加强了运动,能量消耗增大,必然要提高养料的需求量,这样也就促进了消化系统的发达。

1. 消化道的来源　消化系统分为前肠、中肠和后肠(图 11-63)。前、后肠都是外胚层向内凹陷形成,其基本结构与体表相同,也会蜕皮;中肠内表面来自于内胚层。

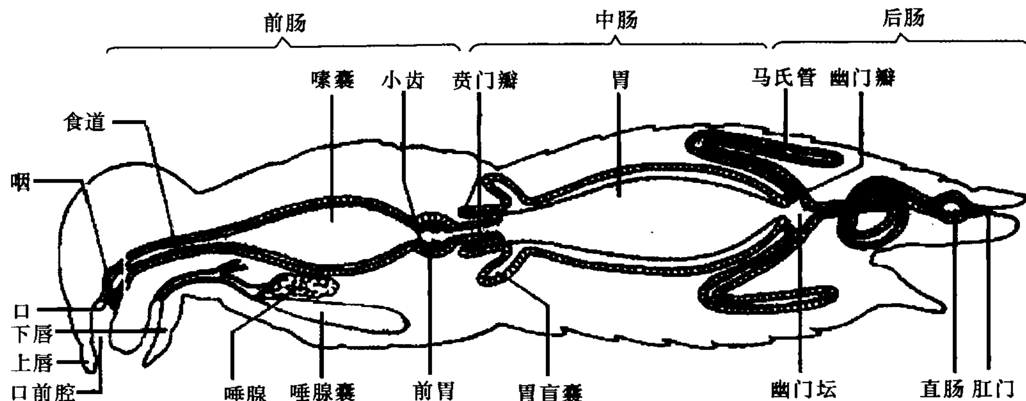


图 11-63　昆虫消化系统模式图

2. 消化道的作用　前肠的主要功能是取食、食物的机械研磨、贮存和初步消化。中肠能分泌消化酶,有消化和吸收功能,并且有的种类有十分发达的中肠突出物,便于储存养分,这对于剧烈运动、消耗大量能量

有重要意义。后肠，尤其是绝大多数陆生节肢动物都有的6个直肠垫(图11-62)，能对水分及一些离子有重吸收作用。

(七)神经系统和感官

神经系统和感觉器官在增强运动器官的同时也得到强劲的发展，以便对陆地上多变的环境因素迅速作出反应。

1.神经系统 链状神经系统。前三对神经节愈合成发达的脑，其中前脑管视觉和行为，中脑管触觉，后脑管下唇和消化道。

2.感官 感官主要有视觉、平衡、触觉、味觉、嗅觉和听觉等器官。视觉器官有单眼和复眼。单眼只能感受光线的强弱；复眼由成千上万个小眼组成，可以感受物体的形状、颜色、距离、运动以及光的强弱等。

(八)生殖和发育

1.生殖 一般为雌雄异体且异形。水生种类多为体外受精，陆生种类都是体内受精。外生殖器为相关附肢特化而成。

昆虫的生殖有卵生、卵胎生、假胎生，还有孤雌生殖，其中卵生是大多数昆虫的生殖方式。

2.发育 中黄卵，表裂，有直接发育和间接发育两种。甲壳纲和昆虫纲是间接发育(又称变态发育)，蛛形纲多为直接发育。

综上所述，节肢动物的主要特征是：身体异律分节且分部.附肢也分节且有关节，体表有几丁质的外骨骼，在生长过程中有蜕皮现象。是身体和附肢均有分节的原口动物，是原口动物中最进化的类群，是无脊椎动物中唯一真正适应陆生的动物。

二、节肢动物的分类

节肢动物门是世界上最大的一个动物门类，不止种类多，数量大，而且分布也最广。节肢动物现有种110万～120万种，占动物总种数的4/5。关于这个门的分类系统目前存在较多的争议，本书采用较为简明的分类系统，根据异律、附肢、呼吸和排泄器官的情况，将现存的节肢动物分为以下三个亚门七个纲。

有鳃亚门：绝大多数水生，用鳃呼吸，触角一对或二对。包括三叶虫纲(全为化石种类，如三叶虫)和甲壳纲。

有螯亚门：头胸部常愈合；无触角；附肢六对，第一对为螯足，第2对为脚须，其他为步足；陆生种类有书肺或气管，水生的有书鳃。包括肢口纲(如鲎)和蛛形纲。

气管亚门：用气管呼吸。包括原气管纲(如栉蚕)、多足纲和昆虫纲。下面着重介绍四纲(表11-6)。

表11-6 节肢动物门的主要类群

<table>
<tr><th>项目</th><th>肢口纲</th><th>蛛形纲</th><th>甲壳纲</th><th>多足纲</th><th>昆虫纲</th></tr>
<tr><td>习性</td><td>水生</td><td>绝大多数陆生</td><td>绝大多数水生</td><td>潮湿陆地</td><td>水、陆、海洋近岸边</td></tr>
<tr><td>身体分部方式</td><td>头胸部、腹部</td><td>头胸部、腹部</td><td>头胸部、腹部</td><td>头部、躯干部</td><td>头部、胸部、腹部</td></tr>
<tr><td>头部或头胸部附肢</td><td rowspan="2">头胸部附肢6对：螯肢1对和步足5对，无触角</td><td rowspan="2">头胸部6对附肢：无触角，第1对为螯肢，第2对为脚须，其他4对为步足</td><td rowspan="2">头胸部13对附肢。头肢5对：第1、2对为触角，其他为大颚1对、小颚2对；胸肢8对：包括颚足和步足</td><td>头部3～4对附肢：第1对为触角，第2对为大颚，其他为小颚</td><td>头部有4对附肢：1对触角、1对大颚、1对小颚、1对左右愈合为一片下唇</td></tr>
<tr><td>胸部附肢</td><td rowspan="2">躯干部每个体节的两侧生有1对或2对足</td><td>胸部三节，每节步足1对，中后胸常各有1对翅</td></tr>
<tr><td>腹部附肢</td><td>7对</td><td>第10和11腹肢演变为3对纺织器，其他几乎退化消失</td><td>有或无</td><td>幼虫腹部才有附肢</td></tr>
<tr><td>呼吸器官</td><td>书鳃</td><td>多数有书肺和气管系统</td><td>鳃</td><td>气管系统</td><td>气管系统</td></tr>
</table>

续 表

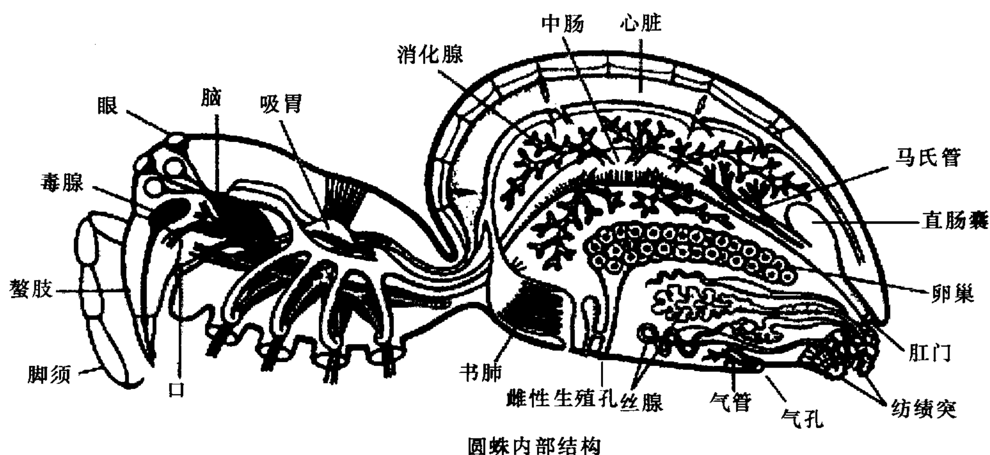
项目	肢口纲	蛛形纲	甲壳纲	多足纲	昆虫纲
排泄器官	基节腺	基节腺和马氏管	颚腺和绿腺	马氏管	马氏管
常见种类	鲎	蜘蛛、蝎子、蜱螨	虾类、蟹类、蚤类	蜈蚣、马陆	蝗虫、螳螂、蜂、蝉、蝶、蝇、蚊

（一）蛛形纲

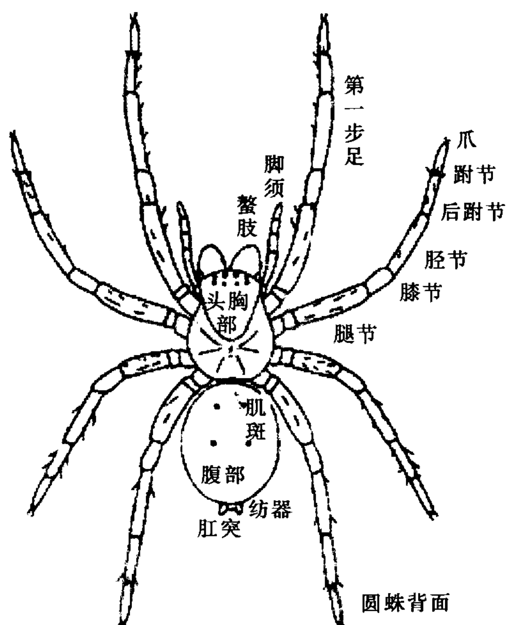
以下介绍几种常见的蛛形纲的动物。

1. 圆蛛　是最常见的一类蜘蛛（属于蜘蛛目）。傍晚，圆蛛通常在屋檐、墙角等处张网，捕食昆虫。

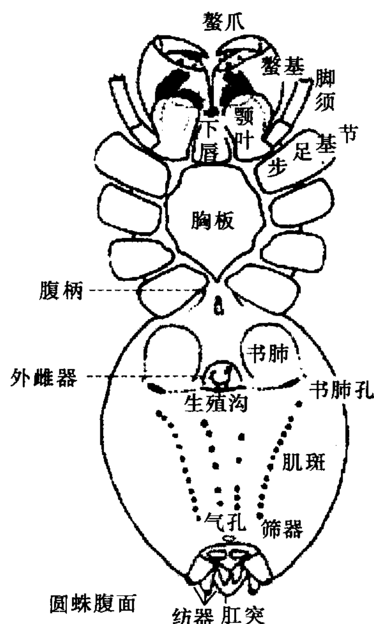
(1)形态结构　蜘蛛的身体分为头胸部和腹部（图 11-64）。头胸部的前端有八个单眼，单眼能够感知光线的强弱。圆蛛的头胸部的腹面有六对分节的附肢。头肢有两对：第一对附肢叫做螯肢，用于捕捉昆虫，前端成钩状，很锐利，尖端有毒腺孔，与毒腺相通，毒腺分泌的毒液有麻痹昆虫的作用。第二对附肢叫触肢或脚须，有抓握和撕裂食物、触觉和嗅觉的作用，雄蛛的一对触肢还是交接器官，用来储精和授精。胸肢有四对步足。



圆蛛内部结构



圆蛛背面



圆蛛腹面

图 11-64　圆蛛的形态与结构

圆蛛的腹部后端有三对突起，叫做纺绩器，由第 10 和 11 腹肢退化并演变而来。纺绩器上有许多纺绩管，与体内的丝腺相通。丝腺能够分泌透明的液体，由纺绩管上的小孔流出来，一遇到空气就凝结成蛛丝，圆蛛就用这些蛛丝来结网。结网是圆蛛的一种本能。

(2)生活习性　蜘蛛是肉食性的，捕食的大多是农业害虫。不结网的蜘蛛，如狼蛛、跳蛛是游猎捕食。结网蜘蛛如圆蛛，用蛛网来捕获昆虫。蛛丝有黏性，当昆虫黏在网上挣扎时，圆蛛就立刻从隐蔽处爬到蛛网上中，用螯肢刺破昆虫的身体，将毒液注入昆虫体内，使它麻痹，然后分泌消化液，将昆虫体内的组织消化溶解，再吸食。

2. 棉红蜘蛛　棉红蜘蛛是农田常见的一种螨(属于蜱螨目)。体长不过 1mm。它的头胸部和腹部愈合在一起，有四对细长、分节的步足(图 11-65 左)。口器上生有针状的口针。冬季，棉红蜘蛛聚集在杂草上。第二年早春，过冬的雌虫开始活动，吸食杂草的汁液，并且进行生殖。棉红蜘蛛常危害棉花、玉米、豆类、瓜类和果树等。

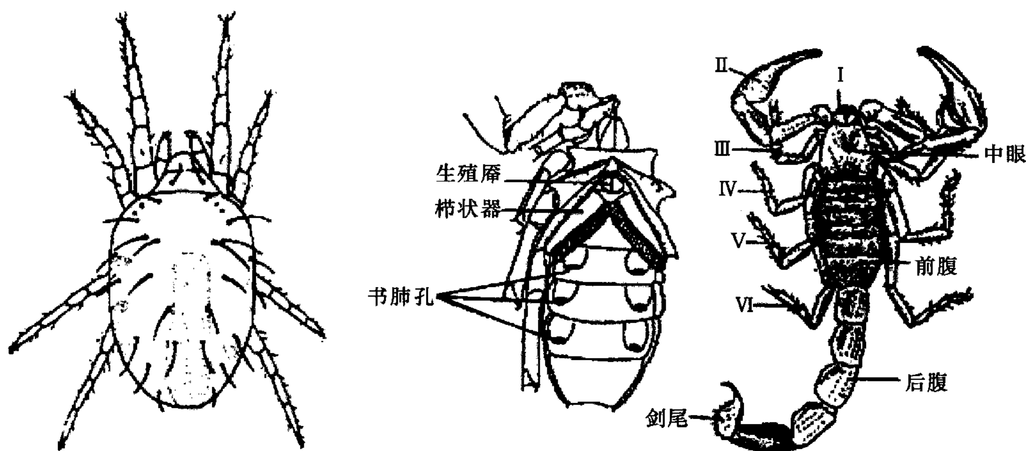


图 11-65　棉红蜘蛛(左)和蝎(右)

3. 蝎　蝎(图 11-65 右)属于蝎目，白天很少活动，常隐蔽在较干燥地区的石块下。蝎的身体长形；头胸部很短，脚须有螯。腹部较长，分节，前几节较宽，后几节较窄，称尾部。尾部末端有毒针，内通毒腺。常见的东亚钳蝎可作中药材。

(二)甲壳纲

1. 代表动物——日本沼虾　日本沼虾通称青虾或河虾，是我国重要的淡水食用虾，栖息于湖泊、池塘和江河中。

(1)外部形态　日本沼虾青绿色，体长 40～80mm，20 个体节组合成头胸部和腹部。头胸部由头部 6 体节与胸部 8 体节相互愈合而成，节间界线已完全消失；背面包被一特别发达的头胸甲，有保护躯体、附肢和鳃的功能。头胸甲前端有一尖的、左右侧扁的突起，称额剑，有平衡的作用。腹部肌肉发达。第六腹节末端还有一呈三角形的尾节。

(2)附肢类型　除第一体节的一对附肢已完全退化外，其余各体节即使愈合也仍保留一对附肢，因此全身共有 19 对附肢：5 对头肢、8 对胸肢和 6 对腹肢。

① 头肢 5 对　第一触角(又名小触角)1 对、第二触角(又称大触角)1 对、大颚 1 对、小颚 2 对。其中大颚和小颚三对为口肢，共同构成摄食的主要器官。

② 胸肢 8 对　前 3 对为颚足，后 5 对为步足。三对颚足是摄食的辅助器官，与三对口肢共同构成口器。5 对步足主要用来爬行。

③ 腹肢 6 对　前 5 对为游泳足，扁平呈片状，周缘密生刚毛，用来游泳；最后 1 对为尾肢，与尾节共同组成尾扇。

(3)内部结构

① 消化道系统　消化道系统包括消化道和肝脏(图 11- 66)。消化道包括口、食道、胃、中肠、后肠和肛

门等。口位于头胸部腹面，周围有三对口肢和三对颚足。一对肝脏位于胃的左右两侧，左右肝均各以一短的输出管注入中肠腹侧的左右。肝脏分泌消化酶到中肠中帮助消化食物。

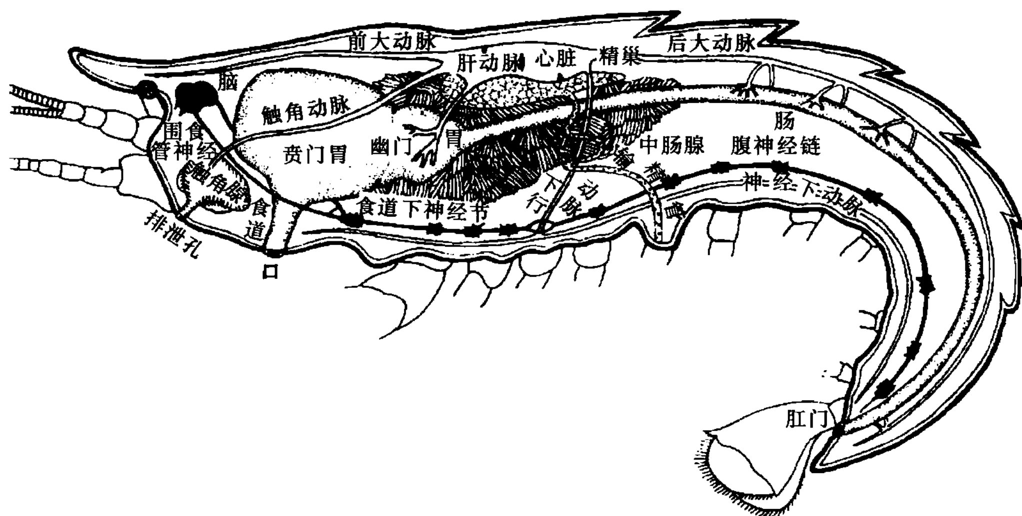
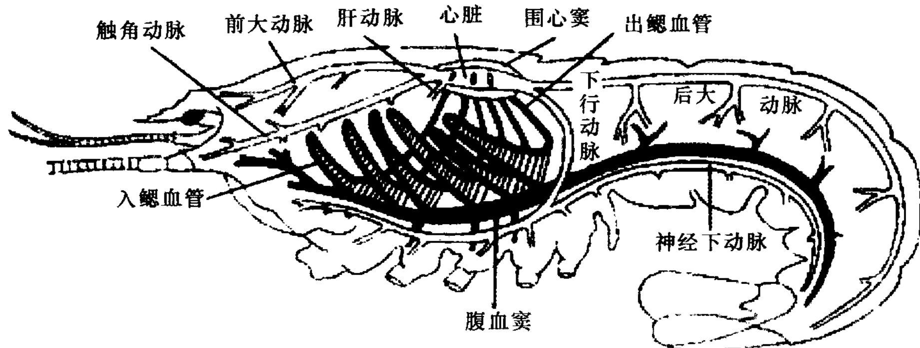


图 11-66 虾类内部结构模式图

② 呼吸器官 虾的呼吸器官是鳃，7 对，分别着生于后 2 对颚足和 5 对步足的基部。

③ 循环系统 开管式，包括心脏和动脉两部分(图 11-67)。心脏位于头胸部的后半部内，背侧，外包围心窦，共有 3 对心孔。由心脏发出 7 条动脉，向前有 5 条：分别是 1 条前大动脉、1 对触角动脉和 1 对肝动脉；向后有 1 条后大动脉，向下有 1 条下行动脉。血液循环具体见图 11-67。



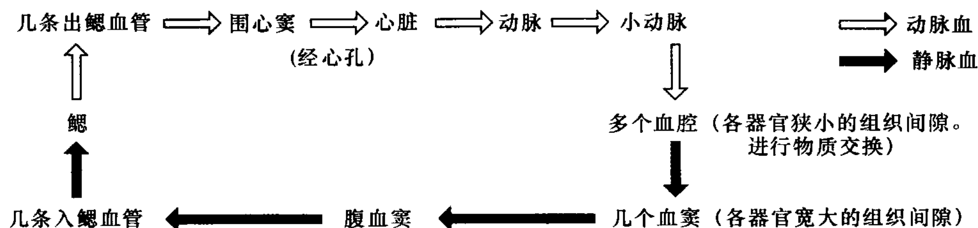


图 11-67 虾类循环系统模式图及血液循环图解

④ 排泄系统 虾的排泄器官是一对绿触角腺，位于食管之前的头胸部左右两侧内，开口在第二触角基部(图 11-66)。

⑤ 神经系统和感觉器官 中枢神经系统由脑、食管下神经节和腹神经链三部分。第一对触角是重要

的味觉器官,分布在第二对触角以及身体其他部分的触毛则接受机械刺激,为触觉器官。一对平衡囊位于第一触角原肢第一肢节内,能感知身体所处的方位。复眼一对,位于眼柄顶端;眼柄分两节,可活动。

⑥ 生殖与发育 雌雄异体。生殖腺位于头胸部中肠上方、心脏下方。雄虾的一对精巢前部左右分离,后部左右愈合,两侧各发出一条输精管,末端开口于第五步足基部内侧。雌虾的一对卵巢左右已全部愈合,两侧各发出一条输卵管,末端开口于第三步足基部内侧(图 11-66)。

日本沼虾多在春夏两季繁殖。交配后,受精卵黏附在雌虾后 4 对游泳足上,经 2~3 周,孵出溞状幼体(图 11-68),经过 8 次蜕皮,发育成为九龄溞状幼体,再蜕皮一次,变为末期幼体。末期幼体是已完成变态的仔虾,继续发育为成虾。

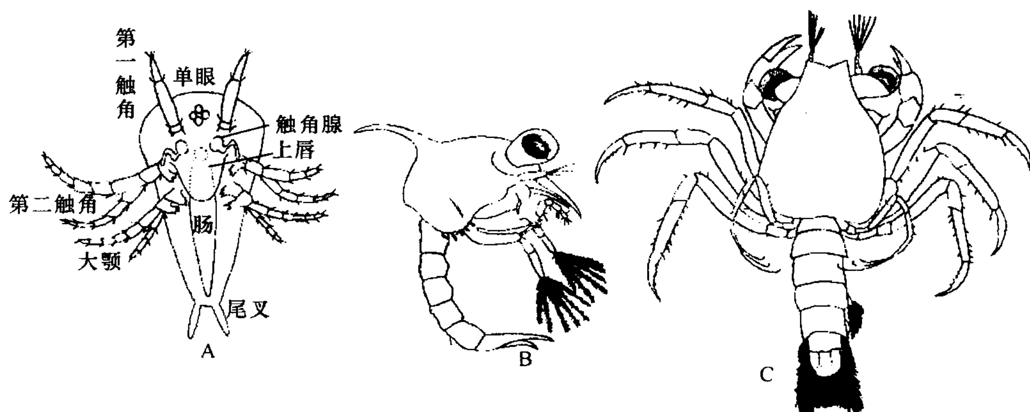


图 11-68 甲壳动物的幼体

A. 无节幼体 B. 中华绒螯蟹的一龄溞状幼体 C. 大眼幼体

2. 甲壳纲概述 甲壳纲约有 35000 种动物,是节肢动物门的第三大纲,包括重要的软甲亚纲的各种虾和多样的蟹,鳃足亚纲的蚤状溞(属于枝角目,图 11-69),以及桡足亚纲的近邻剑水蚤(属于桡足目)。枝角类、桡足类和轮虫类(门)、原生动物(门)是河流、湖泊中浮游动物的四大主要类群。甲壳纲的特征见表 11-6。

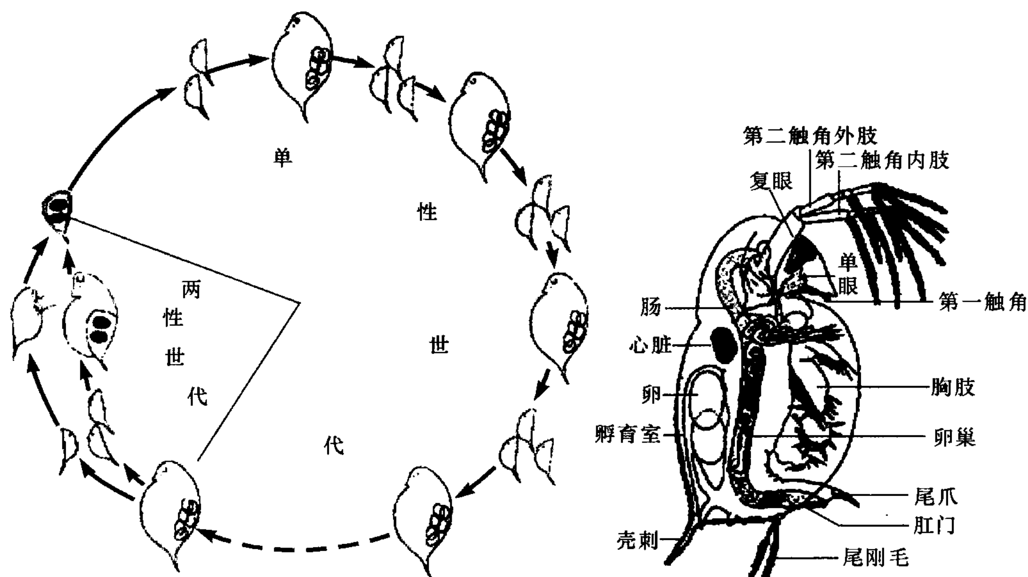


图 11-69 蚤状溞(右)及其生活史(左)

(三)多足纲

蜈蚣属于多足纲蜈蚣目的一类动物,生活在阴暗潮湿的地方,如石块、朽木的下面。蜈蚣行动敏捷,以

昆虫等小动物为食，通常昼伏夜出。

蜈蚣身体扁长(图 11-70)，分头部和躯干部。头部有一对细长的节状触角，两侧各有 4 个单眼，口器仅位于头部腹面。躯干部由 25 个体节组成，其中 21 个体节分别有一对分节的步足。第一对步足已经特化成毒颚，末端有毒爪，内通毒腺。蜈蚣用毒颚捕捉小虫，也用毒颚自卫。最末一对步足向后延伸，呈尾状。少棘蜈蚣可供药用。

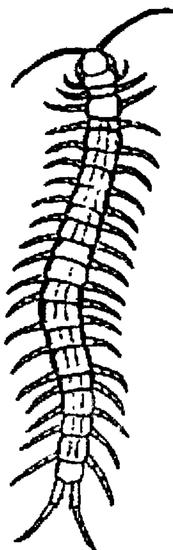


图 11-70　蜈蚣

(四)昆虫纲

代表动物——中华稻蝗　隶属于直翅目、蝗科。蝗科昆虫植食性，摄食除营养外，同时也获得水分，因此在干旱年份，食量特大，不少种类成了农作物的害虫。本科约有 9000 种，以中华稻蝗分布最广。中华稻蝗多栖息于各种植物的茎叶上，主食禾本科植物。

中华稻蝗成虫体长，雌的 36～44mm，雄的为 30～33mm；全身绿色或黄绿色，左右各侧有暗褐色纵纹，从复眼到前胸背板的后缘(图 11-71)。体分头、胸、腹三部。

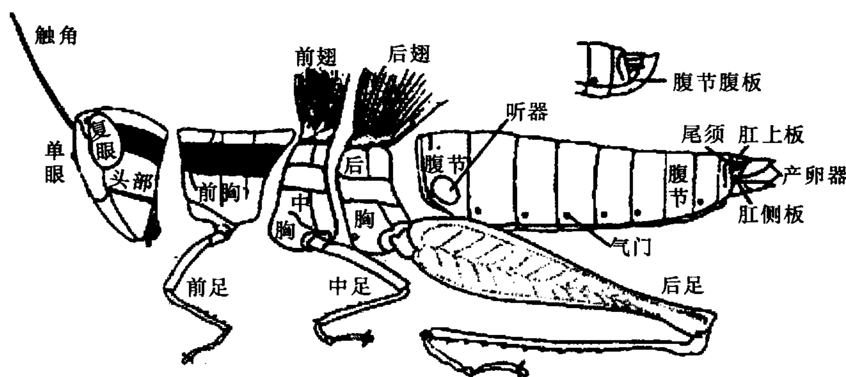


图 11-71　中华稻蝗外形模式图(右上角示雄体腹部末端)

头部较小，有触角、口器和眼等重要器官。触角一对呈丝状，有触觉和听觉的作用。典型的咀嚼式口器(图 11-74)，有摄食和咀嚼的作用；同时由于下颚和下唇都有一对触须，因而又具有触觉和嗅觉的作用。复眼一对，由很多个小眼组成，能感光且有辨认物体形状、大小和颜色的作用；单眼结构简单，三个呈倒三角形位于额前，仅能感光。可见，蝗虫头部是感觉和取食的中心。

胸部由前胸、中胸和后胸三个体节组成，分别生长着前足、中足和后足各一对。足分节，前足和中足适

于行走，后足发达适于跳跃。中胸和后胸分别生长有前翅和后翅各一对，前翅坚韧革质，有保护后翅的作用；后翅膜状，柔软而宽大，适于飞翔，所以蝗虫的胸部是运动的中心。

腹部由 11 个体节组成，其附肢几乎全部退化；第一腹节较小，左右两侧各有一个鼓膜听器；第 2～8 腹节发达，末 3 节退化，其形态与性别有关，所以腹部是代谢和生殖中心。

1. 昆虫分类的主要依据　昆虫纲是动物界最大的一个纲，已有记录的共有 854000 种，现存约 840000 种，通常分为二亚纲约 30 个目。其主要的分类依据是触角、口器、足和翅的形态结构特征、生殖和发育的变态类型。

(1)触角的基本类型

① 触角的基本构造　触角基本上由柄节、梗节和鞭节 3 部分组成(图 11-72)。柄节是基部第一节，通常粗短。梗节是触角的第二节，较为细小，里面常具有感觉器，称为江氏器，如雄蚊中是听觉器官。鞭节为触角第二节以后的整个部分，通常分成很多亚节。鞭节在各类昆虫中变化很大，形成各种不同的类型(图 11-73)。

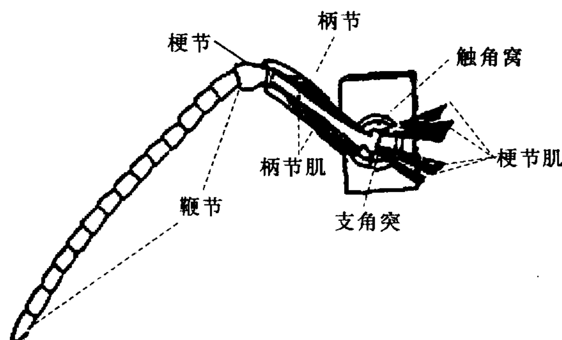


图 11-72　触角的基本构造

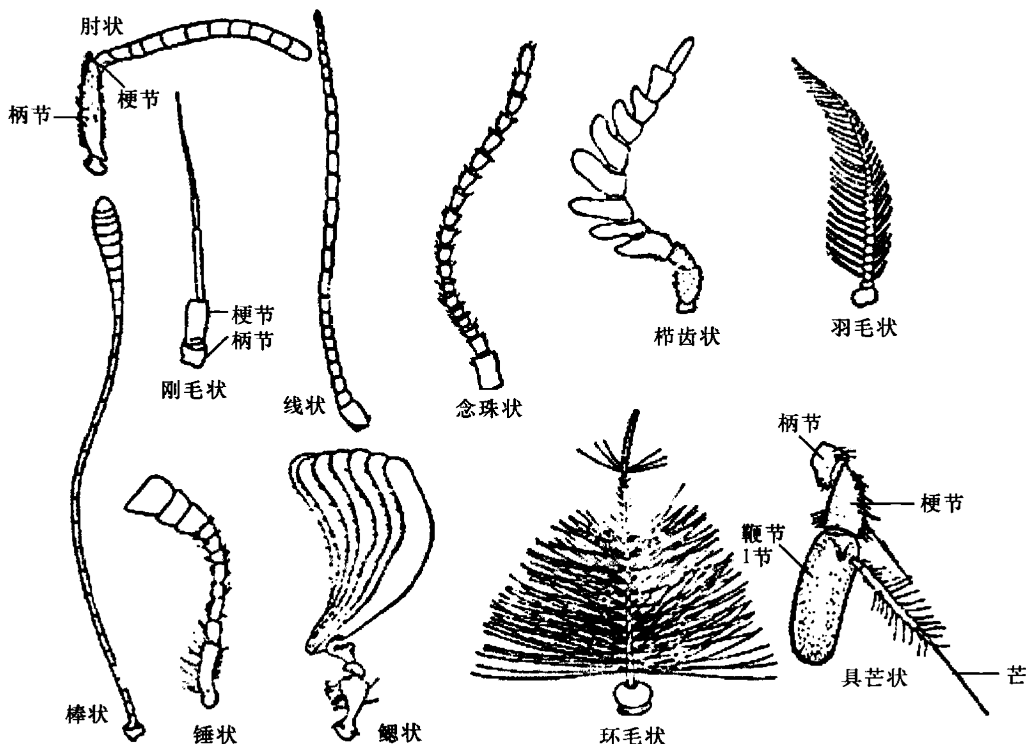


图 11-73　触角的类型

② 触角的类型 触角的形状多种多样。根据常见的种类，归纳成以下几种主要类型，如图 11-73 及表 11-7。

表 11-7 触角的常见类型

编号	类型	主要特征
1	线状或丝状	触角细长，呈现圆筒形。除基部一、二节稍大外，其余各节大小、形状相似，逐渐向端部缩小。例如蝗虫、蟋蟀及某些雌性蛾类等。
2	念珠状	鞭节由近似圆珠形的亚节组成，大小一致，像一串念珠。例如白蚁、褐蛉等。
3	锯齿状	鞭节各亚节的端部一角向一边突出，像一个锯条。例如叩头虫、雌性绿豆象等。
4	栉齿状	鞭节各亚节向一边突出很长，形如梳子。例如雄性绿豆象等。
5	双栉状或羽状	鞭节各亚节向两边突出成细枝状，很像篦子或鸟类羽毛。如雄性蚕蛾、毒蛾等。
6	棒状或球杆状	触角细长，近端部的数节膨大如球状。例如蝶类（是鳞翅目中与蛾类区别的主要根据之一）、蚁蛉等。
7	锤状	鞭节端部数节突然膨大，形态如锤。例如瓢虫、郭公虫等。
8	鳃片状	端部数节扩展成片状，可以开合，状似鱼鳃，为金龟子类所特有。
9	膝状或肘状	柄节特别长，梗节短小，鞭节由大小相似的亚节组成，在柄节和梗节之间成肘状或膝状弯曲。如象鼻虫、蜜蜂和小蜂等。
10	环毛状	除基部两节外，每节具有一圈细毛，近基部的毛较长。例如雄性的蚊、摇蚊等。
11	刚毛状	触角很短，基部的一、二节较大，其余的节突然缩小细似刚毛。例如蜻蜓、叶蝉、飞虱等。
12	具芒触角	触角很短，鞭节仅一节，较柄节和梗节粗大，其上有一刚毛状或芒状构造称触角芒，为蝇类所特有。触角芒有的光滑，有的具毛或呈羽状。其毛的有无、形状及排列位置是蝇的分类根据之一。

由上可知，由触角的类型可以辨识昆虫的种类和雌雄。除此外，触角着生的位置、分节的数目、节与节的长短比例或与别的部分的长短比例也常作为分类的根据。

③ 触角的功能 主要是感觉，在寻找食物和配偶上起嗅觉、触觉和听觉的作用。此外，有些昆虫还用触角起平衡躯体、捕获食物和抱握异性个体等作用。

(2)口器的基本类型 口器由头部三对附肢和部分头部结构共同组成(图 11-74、75)。口器类型与食性有关。昆虫的口器常见的有咀嚼式、嚼吸式、舔(舐)吸式、刺吸式、虹吸式等，以咀嚼式为最原始。杂食性。

①咀嚼式口器 是最原始的形式，如蝗虫的咀嚼式口器，具体由头部三对附肢形成的大颚、小颚、下唇和上唇及舌组成；适于以固体物为食。

②舐吸式口器 如家蝇的口器，以头部和下唇为主构成了吻，吻端是下唇形成的由伪气管组成的唇瓣，下唇包围上唇和舌构成食物道。舌中有唾液管分泌的唾液与食物混合并将食物溶解，而后由食物道吸入唇瓣，再借毛细管作用收集液汁。

③刺吸式口器 如蝉、蚊、蟒蝽等的刺吸式口器，形成了针状的管，下唇形成一槽管，槽内 2 大颚左右包围小颚，小颚合抱形成食物道和唾液管；适用于刺入并吸食植物或动物体内的液汁。

④虹吸式口器 如蝶类的口器，是小颚的外叶合抱成长管状的食物道，盘卷在头部前下方，可以伸长吸食花蜜等液汁，但不能刺入生物体的组织。

⑤嚼吸式口器 如蜜蜂的口器，大颚可以咀嚼，中舌、小颚外叶和下唇须合并构成复杂的食物管，可以食花粉、吮吸花蜜。

(3)足的基本类型

① 足的基本构造(图 11-76) 成虫的胸足分成六节，从基部向端部依次称为基节、转节、腿节、胫节、跗节、和前跗节。除前跗节外，各节大致都呈管状，节间由膜相连接，是各节活动的部位。节与节之间常有一个或两个关节相连接。

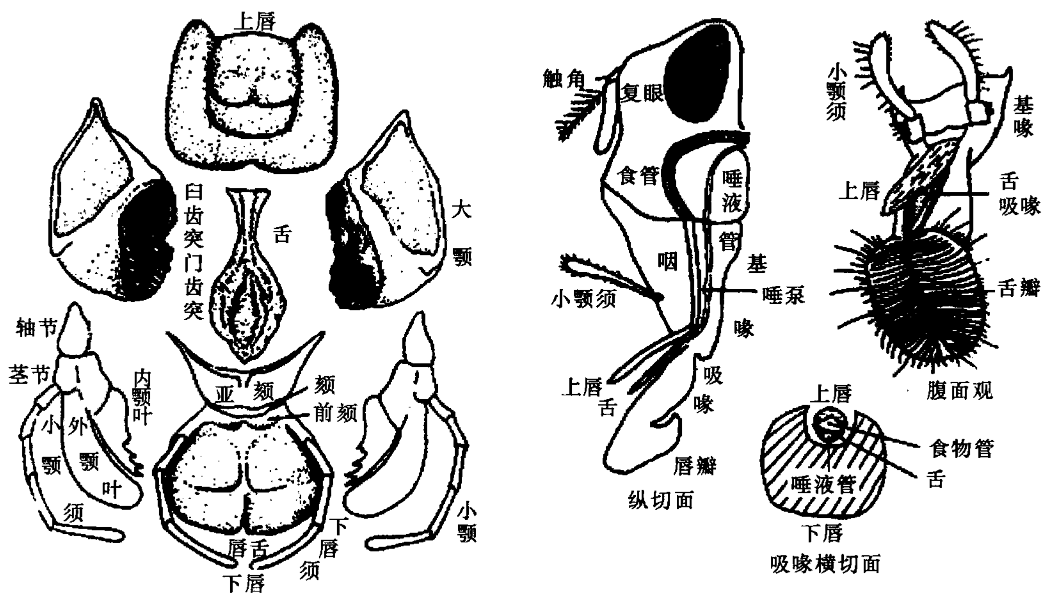


图 11-74 中华稻蝗的咀嚼式口器(左)和丽蝇的舐吸式口器(右)

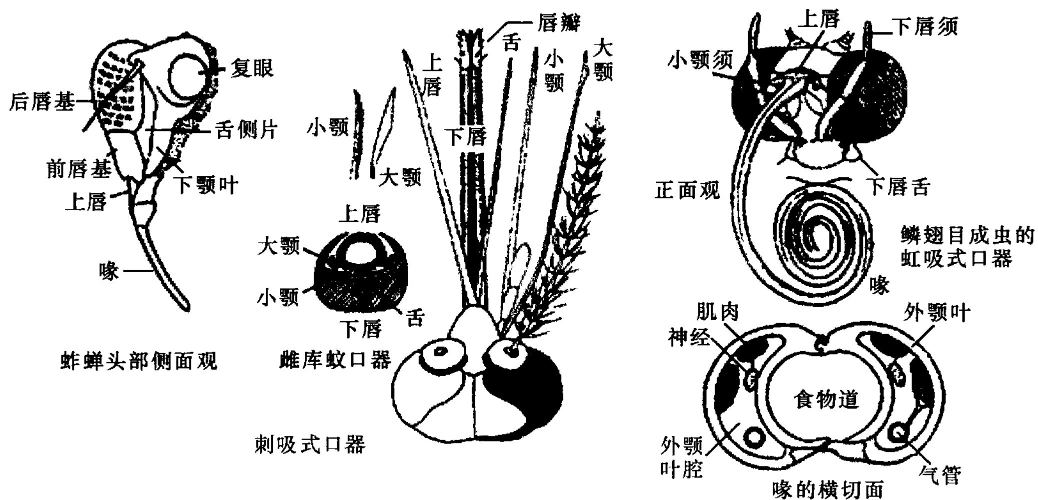


图 11-75 刺吸式口器和虹吸式口器

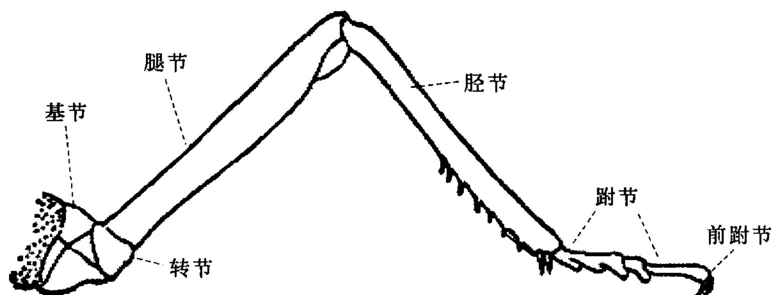


图 11-76 胸足的构造

②足的类型(图 11-77)

· 步行足　是昆虫中最常见的一种足，常较细长，各节无显著特化，适于行走，如步行虫、金花虫、瓢虫、蜻象等的足。

· 跳跃足　腿节特别膨大，胫节细长。折贴在腿节下的胫节突然直伸，可使虫体向前跃起，如蝗虫、蟋蟀、跳甲等的后足。

· 捕捉足　基节延长，腿节的腹面有槽。胫节可以折嵌在腿节的槽内，形似折刀，用以捕食其他昆虫等。有的腿节和胫节还有刺列，以阻止捕获物逃脱。如螳螂、猎蝽的前足。

· 开掘足　胫节宽扁有齿，适于掘土，如蝼蛄、金龟子的前足。

· 游泳足　足扁平，有较长的缘毛，用以划水。如松藻虫、龙虱等水生昆虫的后足。

· 抱握足　如雄性龙虱的前足，跗节特别膨大，其上还有吸盘状的构造，在交配时用以挟持雌虫。

· 携粉足　如蜜蜂的后足，胫节宽扁，两边有长毛相对环抱，用以携带花粉，通称"花粉篮"。基跗节很大，内面有 10～12 排横列的硬毛，用以梳刮附着在身体上的花粉。

此外，有些昆虫的前足还有清洁触角用的特别构造，特称为净角器，常见于蜂类的前足。第一跗节的基部有一凹陷，胫节末端有一个或两个瓣状的距，可以覆盖在第一跗节的凹陷口上，开成一个闭合的空隙，触角从中抽过，即可去掉黏附在触角上的东西(图 11-77)。

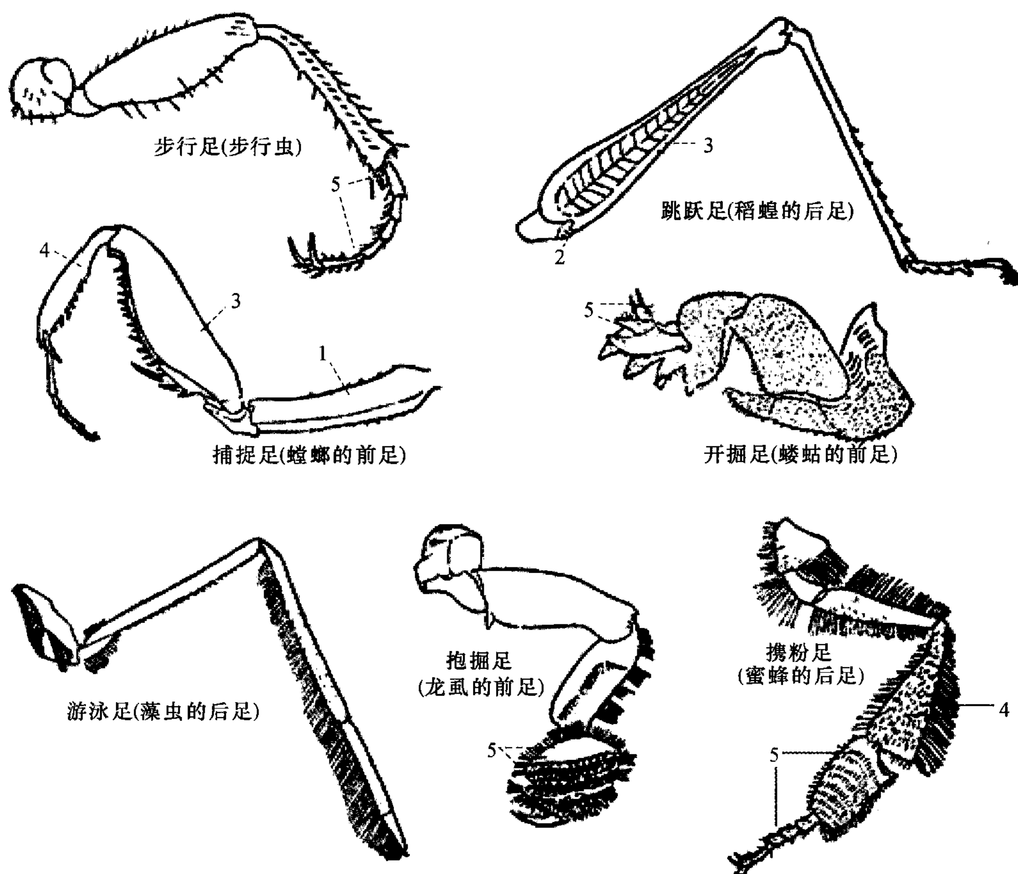


图 11-77　足的基本类型

1. 基节　2. 转节　3. 腿节　4. 胫节　5. 跗节

(4)翅的基本类型

① 膜翅　翅膜质透明，翅脉清楚可见。如双翅目的蝇、蚊的翅。

② 鳞翅　翅的质地膜质，但翅面上密被鳞片。如蝶、蛾的翅。

③ 复翅　翅革质，半透明，翅脉模糊可见。如蝗虫。

④ 鞘翅　翅角质硬化，不透明，不见翅脉，不用于飞翔而用于保护作用。如金龟子的前翅。

⑤ 半（鞘）翅　翅的基部革质而端部膜质。如蝽蟓的前翅。

⑥ 毛翅　翅的质地膜质，但翅面上密被许多毛。如石蛾的翅。

⑦ 缨翅　翅膜质而狭长，翅脉退化，翅缘有很长的缨状毛。如蓟马。

(5)生殖类型　昆虫的生殖方式很多，现简介如下：

①两性生殖　为体内受精，多数为卵生，少数为卵胎生。两性生殖是大多数昆虫的生殖方式。

②孤雌生殖　又称单性生殖，未受精的卵直接发育成个体，如蜜蜂单性生殖产生雄蜂，两性生殖产生雌蜂。

③多胚生殖　由一个卵发育成多个幼虫，如小蜂科昆虫。

④幼体生殖　少数昆虫尚处于幼虫期就进行生殖，如某些摇蚊科的蛹。

(6)发育与变态　具体有三种基本形式：无变态、不完全变态（分渐变态和半变态）和完全变态（图11-78）。

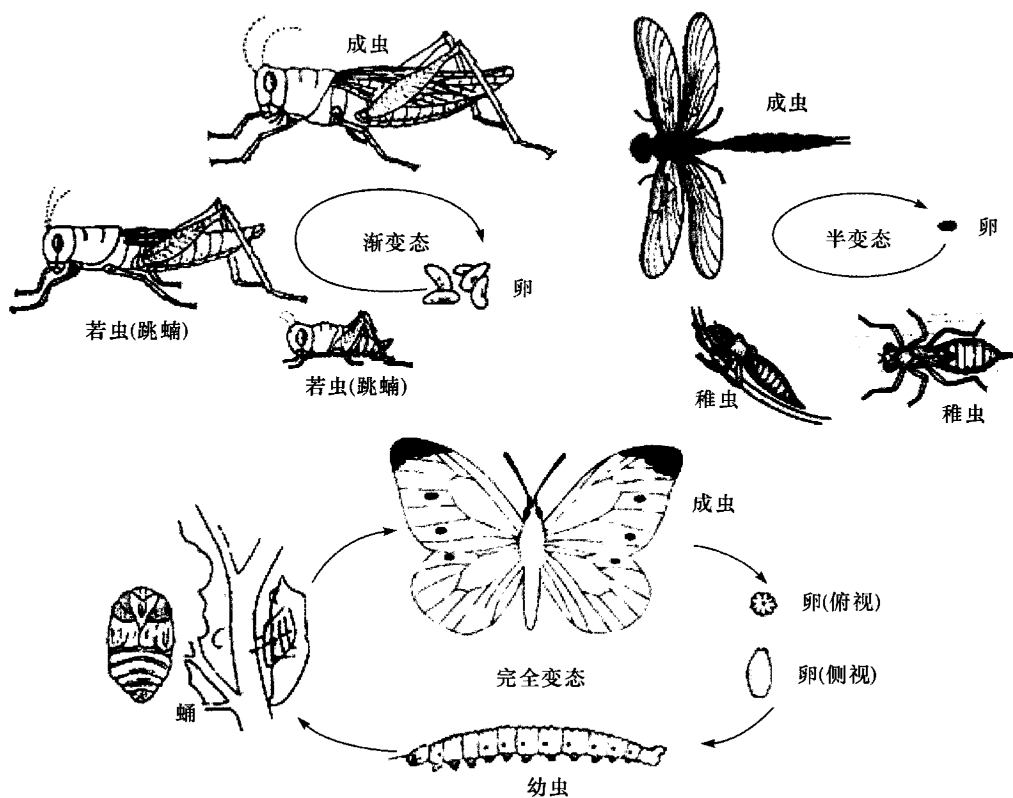


图 11-78　昆虫胚后的变态发育

① 无变态　表现在原始的无翅类群，幼虫和成虫相比，除身体较小和性器官未成熟外，没有更多的差别，且发育为成虫后仍蜕皮生长。如衣鱼。

② 不完全变态　又分为渐变态和半变态。渐变态的卵孵化后，幼虫形态与成虫差别不大，生活环境和习性相同，只是翅和生殖腺未发育，称为若虫，例如蝗虫、蝽蟓。半变态的卵孵化后，幼虫的形态和习性与成虫不同，生活环境也不一样，称为稚虫。例如蜻蜓的幼虫在水中生活，有气管鳃和翅芽。

③ 完全变态　卵孵化后，幼虫的形态与成虫很不一样，生活史中在变为成虫之前，有一个不吃不动的蛹期。如金龟子、蜜蜂和各种蛾、蝶等88％左右的昆虫都属于完全变态。

2.昆虫的常见目及其特征　昆虫纲是动物界最大的一个纲，已有记录的共854000种，除去15000化石种外，现存约840000种，通常分2个亚纲、约30目。无翅亚纲是一类原始昆虫，体小；原始无翅；腹部除尾

须和产卵器外，还常出现其他退化的腹肢；气管无或简单；胚后发育没有变态或略有变态；性成熟后尚可继续蜕皮；共分 4 目。有翅亚纲，原始有翅，但少数种类翅退化消失；腹部除尾须和产卵器外，无其他腹肢；气管复杂；胚后发育有变态；性成熟后不再蜕皮；分 20 余目（表 11-8，图 11-79）。

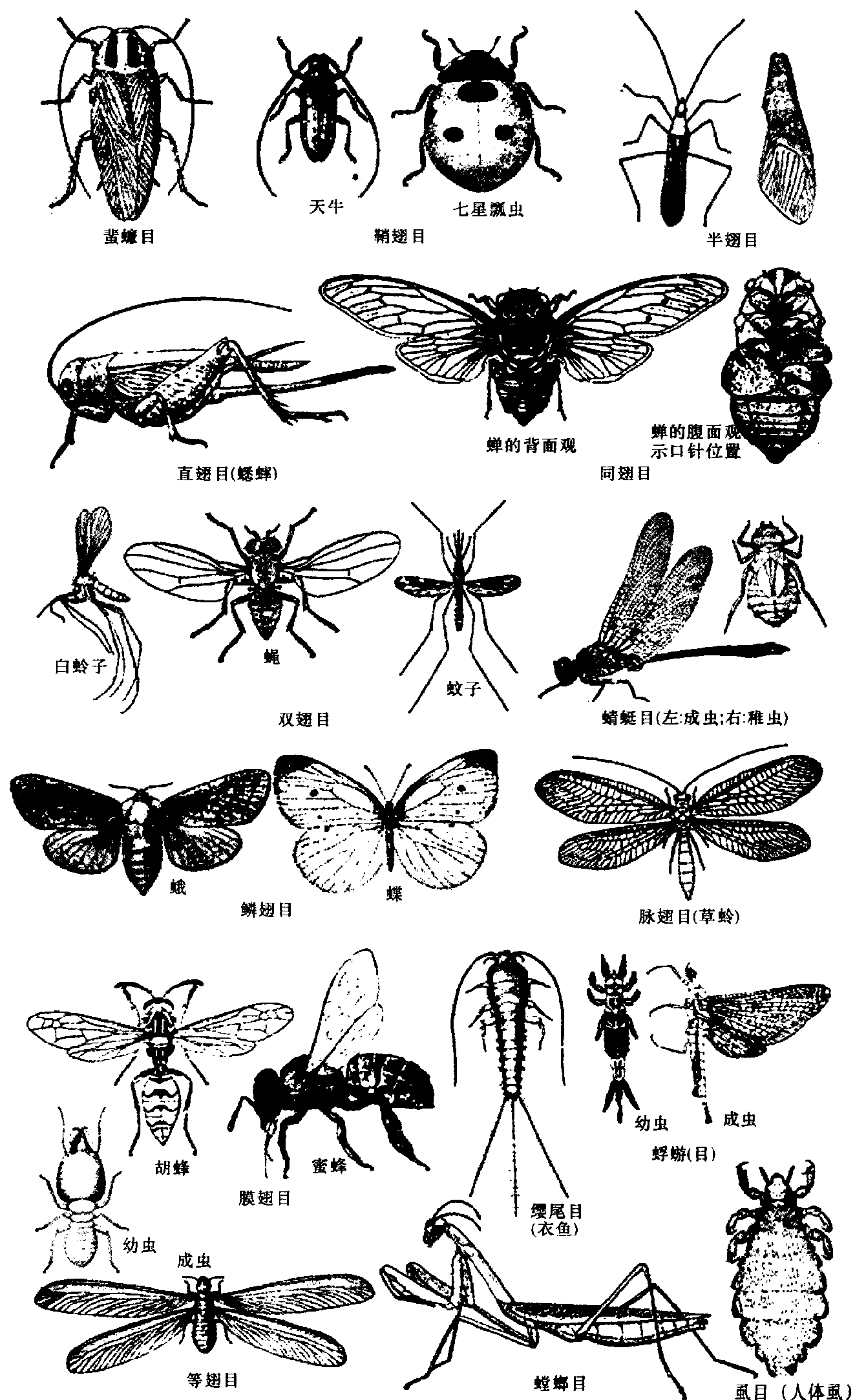


图 11-79 常见昆虫的分目

表 11-8　昆虫的常见目及其特征

编号	目 名	触角	口器	翅		变态发育	其他	代表
				前翅	后翅			
1	蜚蠊目	丝状	标准咀嚼式	复翅	膜翅	渐变态	前胸很大盖住头部常有嗅腺	常称蟑螂
2	鞘翅目		咀嚼式	鞘翅	膜翅	全变态	常称甲虫	金龟子、天牛、瓢虫、萤火虫
3	半(鞘)翅目	丝状	刺吸式	半鞘翅	膜翅	渐变态	刺吸式口器从头前端伸出、身体腹面有臭腺开口	蝽蟓、臭虫
4	直翅目	丝状	咀嚼式	复翅	膜翅	渐变态	前足为开掘足或后足为跳跃足	蝗虫、蟋蟀、蝼蛄
5	同翅目	刚毛状或丝状	刺吸式	膜翅或复翅	膜翅	渐变态	刺吸式口器从头部腹面后方伸出	蝉、飞虱、叶蝉、蚜虫
				只有前翅或无翅				
6	膜翅目		咀嚼式或嚼吸式	膜翅或无翅		全变态		各种蜂和蚂蚁
7	双翅目	具芒状或环毛状	刺吸式或舐吸式	膜翅	平衡棒	全变态	复眼很大，几乎占头的大部分	蝇、蚊
8	鳞翅目		虹吸式	鳞翅		全变态	体表也覆有鳞片	蛾、蝶(表 11-9)
9	脉翅目	多为丝状	咀嚼式	前后翅膜质且相似、翅脉多且呈网状		全变态		草蛉
10	等翅目	念珠状	咀嚼式上颚极发达	膜翅、前后翅相同，或无翅		渐变态	翅极易从翅基部脱落	白蚁
11	蜻蜓目	刚毛状	咀嚼式	膜翅、前后翅相似，有翅痣和翅切		半变态		蜻蜓、豆娘
12	螳螂目	丝状	咀嚼式	复翅	膜翅	渐变态	头三角形，前足为捕捉足	螳螂
13	虱 目		刺吸式	无翅		渐变态	复眼退化、无单眼	人虱
14	缨尾目	丝状	咀嚼式	无翅		无	腹部末端 1 对尾须细长多节，中间常有 1 中尾丝	衣鱼
15	蜉蝣目		成虫退化不取食	翅膜质，后翅小或消失		不完全	同上，身体柔软	蜉蝣

注：以上空格栏目的特征表示不重要。

上述各目中，直翅目、半翅目、同翅目、鳞翅目幼虫、鞘翅目的大多数昆都是农业害虫；虱目昆虫都为哺乳动物的外寄生虫，臭虫吸食人血，能传播疾病；螳螂目、蜻蜓目、脉翅目都为肉食性的，可算农业益虫；鞘翅目多数有假死现象。

蝶类与蛾类的主要区别见表 11-9。

表 11-9 蝶类与蛾类的主要区别

区别	蝶类	蛾类
活动时间	白天	夜间
触角类型	球棒状或锤状	丝状、羽状或栉状
翅	停息时竖立在背上	停息时平放在背上呈屋脊状
腹部	细长	肥大

三、节肢动物与人类的关系

本门的动物种类和数量繁多，分布极为广泛，与人类的关系十分密切，依据与人类的利害关系，可分为有益和有害两大类，但这样的划分也是相对的，例如蝎子和蜈蚣都会分泌毒液，咬蜇伤人，而另一方面却可作为药材，医治疾病。

(一)对人类的益处

1. 供食用　如对虾、螃蟹，蜜蜂酿的蜜等营养价值很高。

2. 供药用　蛛形纲中的蝎子和一些毒蜘蛛也被养殖，取蝎毒和蜘蛛毒素用于制药。昆虫纲的蝉蜕、土鳖、斑蝥、冬虫夏草等有很好的药用价值。

3. 提供工业原料　如家蚕产茧产丝，全世界年产量达 5 吨。

4. 经济鱼类的天然饵料　海洋和淡水中的小型甲壳类数量巨大，是海洋生物的重要组成部分，是鱼类的天然饵料，也是人工饲养的鱼苗、虾苗、蟹苗的活饵料。

5. 帮助植物传粉　大约有 85%的开花植物需要昆虫帮助传粉。

6. 控制有害昆虫的数量　七星瓢虫、赤眼蜂等是多种农业害虫的重要天敌。

7. 有的是生态系统中促进物质循环的重要成员　大约有 17.3%的昆虫如蜣螂等有清除动植物遗体和动物粪便的作用。

(二)对人类的害处

1. 传播疾病　传播疾病的昆虫有：虱子吸血的同时传播斑疹伤寒、回归热；鼠类身体上的跳蚤传播鼠疫；白蛉子传播黑热病；而按蚊传播疟疾、丝虫病；库蚊和伊蚊传播脑炎等。

2. 直接危害动植物　例如有些甲壳类寄生在鱼体上，引起经济鱼类的病害，据统计，对人体健康和国民经济有直接影响的重要害虫约有一万种，其中主要是昆虫。全世界每年大约有 20%的农作物、农产品和木材等被各种害虫毁掉。全国危害最严重的害虫有稻飞虱、玉米螟、蚜虫、棉铃虫、蝗虫、松毛虫等。

第十节　触手冠动物

(帚虫动物门、外肛动物门和腕足动物门)

一、生物学特征

触手冠动物都具有由体壁延伸形成的、环绕口而不环绕肛门的触手冠，用于捕食和呼吸。触手冠动物是原口动物与后口动物之间的过渡类群，与原口动物相似的有：原口、身体不分节、真体腔、发达的后肾兼生殖导管、有自由游泳的且海洋生的类似于担轮幼虫的幼虫期。与后口动物的相似之处有：发育过程中出现的真体腔由体腔膜隔成前体腔、中体腔和后体腔，肠腔法形成体腔，多数为辐射卵裂。

二、进化特征和地位

1. 进化特征　就是与后口动物相似的特征。

2. 进化地位　是原口动物过渡到后口动物的一个中间类群。但这三门动物之间的彼此亲缘关系并不清楚。

第十一节　棘皮动物门
（附：毛颚动物门、半索动物门）

一、棘皮动物门的主要特征

（一）外部形态

幼虫为两侧对称，成体为五或五的倍数辐射对称，即次生辐射对称。海盘车的身体由体盘和腕构成（图11-80、82），体盘有口面（中央是口）和反口面（中央是肛门），从体盘伸出的腕一般有5条。在腕的腹面中部有一条步带沟，其中有2～4排管足生出，管足末端有吸盘。

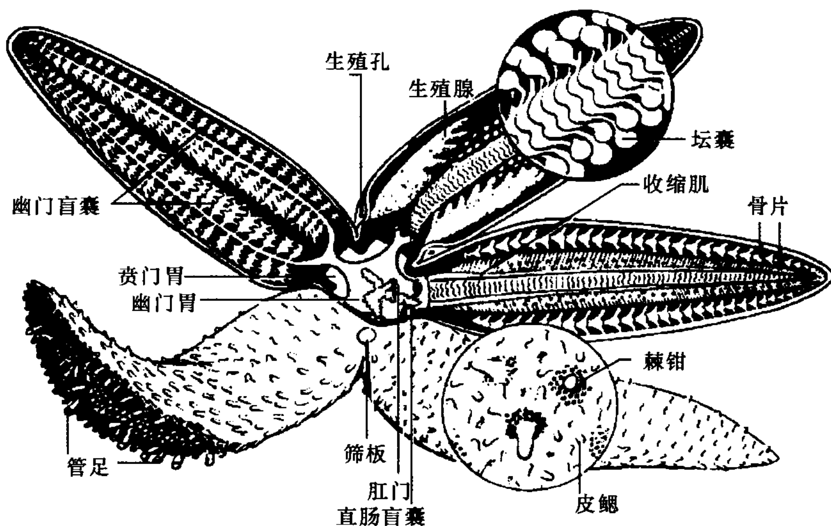


图 11-80　海盘车

（二）体壁与骨骼

1. 体壁　由表皮层和真皮层构成，真皮之下是一层体腔膜。表皮为单层细胞，真皮包括结缔组织、肌肉层及中胚层形成的内骨骼（图11-81）。

2. 骨骼　起源于中胚层，为内骨骼，由许多钙质的骨片组成，骨片可以形成棘、刺等结构突出于体表之外。不同类型的棘皮动物，其内骨骼有的极微小，有的形成一片片的骨片，也有的形成完整的壳。内骨骼常突出于体表，形成棘或刺，显得皮肤粗糙，故称棘皮动物。

3. 皮鳃　由体壁上的表皮和体腔上皮向外凸起形成，皮鳃有呼吸和排泄的功能，为多数棘皮动物所具有。

4. 体腔　体腔发达，由体腔囊（又称肠体腔）发育形成，包括水管系统和围血系统。

（三）水管系统

水管系统包括水管系和管足，是棘皮动物所特有的，是一个相对封闭的管状系统，由体腔的一部分特化形成，担负着棘皮动物的运动功能（有的动物的腕也有运动功能）。水管系包括：环管、辐管和侧管（图11-81）。侧管连于伸出体表的管足，管足有运动、呼吸及摄食功能。

（四）血系统和围血系统

棘皮动物没有专门的循环器官，但有特殊的血系统和围血系统，其内的液体和水管系统内的液体与血液成分类似，在某些种类中有运输作用。

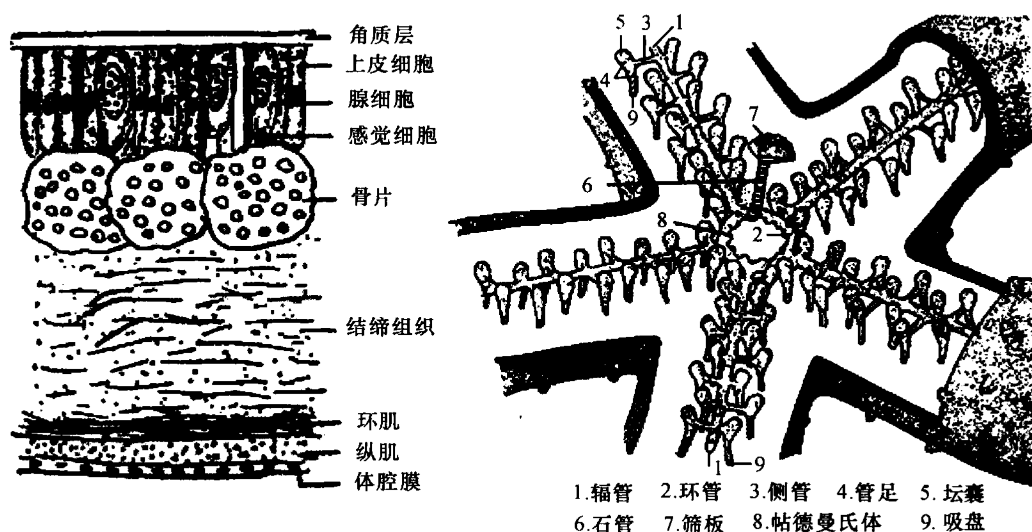


图 11-81　棘皮动物的体壁结构(左)和海星的水管系(右)

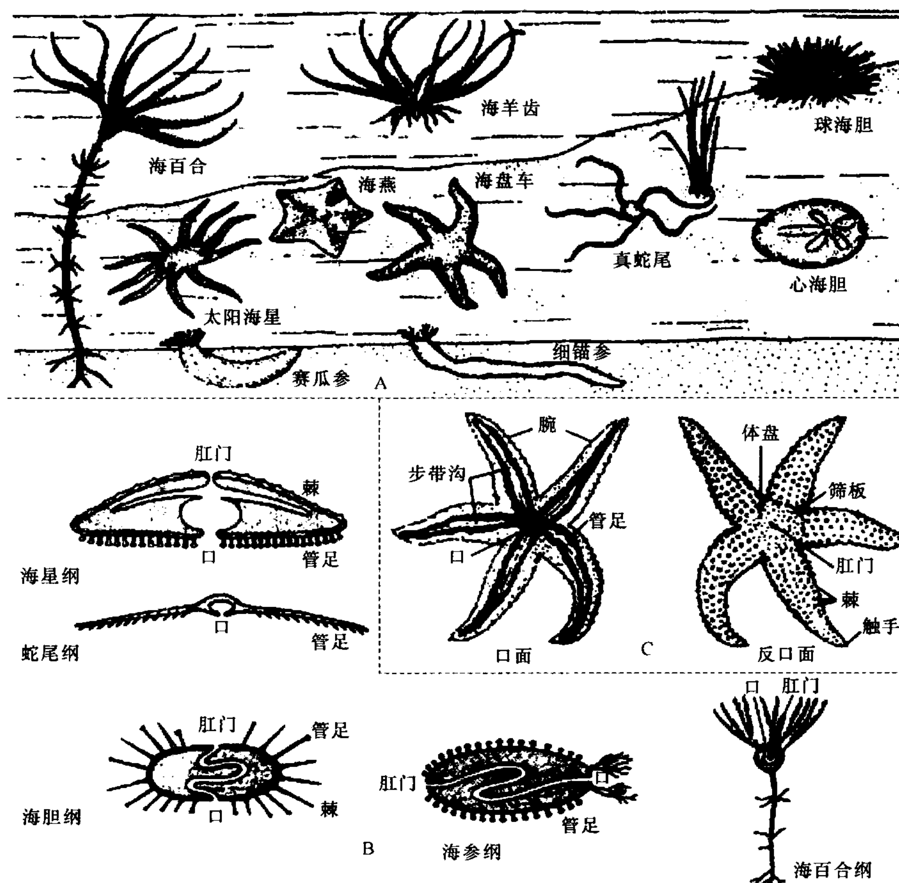


图 11-82　棘皮动物(引自 Jessop,1988)

A. 棘皮动物的代表动物　B. 现在的 5 类棘皮动物的切面图　C. 海星的外形

（五）消化系统和食性

消化道完整，可捕食、腐食或滤食。

（六）神经系统

无头，没有神经节和中枢神经系统。

（七）生殖和发育

无性生殖普遍；大多雌雄异体，体外受精。辐射卵裂，以内陷法形成原肠胚，以肠腔法形成中胚层和体腔，幼虫期是两侧对称，变态发育后成为辐射对称的成体。口在原胚孔相对的另一端形成，即后口。

综上所述，棘皮动物的主要特征是：成体五辐射对称，幼虫全部两侧对称；身体表面具有棘、刺，突出体表之外。一部分体腔形成了特殊的水管系统、血系统和围血系统。内骨骼全部起源于中胚层。神经系统没有神经节和中枢神经系统。辐射卵裂，以内陷法形成原肠胚，以肠腔法形成中胚层和真体腔，后口。

二、生活习性

全部营海洋底栖生活。常见种类：海盘车、海星、海蛇尾、海胆和海参等（图 11-82）。

三、进化特征和地位

1. 进化特征　内骨骼全部起源于中胚层，辐射卵裂，以内陷法形成原肠胚，以肠腔法形成中胚层和真体腔，原胚孔发育成肛门，后口。这些特征都与脊椎动物相同而不同于无脊椎动物。

2. 进化地位　棘皮动物与脊椎动物有共同的原始祖先，棘皮动物是最原始的后口动物，但却是最高等的无脊椎动物。

四、毛颚动物门和半索动物门

1. 毛颚动物门　胚胎发育与棘皮动物类同，但为直接发育。如：箭虫。

2. 半索动物门　如：柱头虫。胚胎发育、腹神经索、开管式循环与棘皮动物类同；但又有鳃裂、雏形的中空神经和背神经索，与脊椎动物相同。因此半索动物被看做是非脊索动物和脊索动物之间的一种过渡类型。

棘皮动物、毛颚动物和半索动物都是无脊椎后口动物，也是最原始的后口动物。

第十二节　脊索动物门

一、脊索动物的主要特征

脊索动物是最高等的动物门类，其主要特征是脊索、背神经管、咽鳃裂（图 11-83、84）。此外还有肛后尾（至少在胚胎期）、位于消化道腹面的心脏、由中胚层形成的内骨骼等次要特征。而无脊椎动物没有脊索也没有脊椎，腹神经索，不具鳃裂，无肛后尾，心脏位于消化道背面。

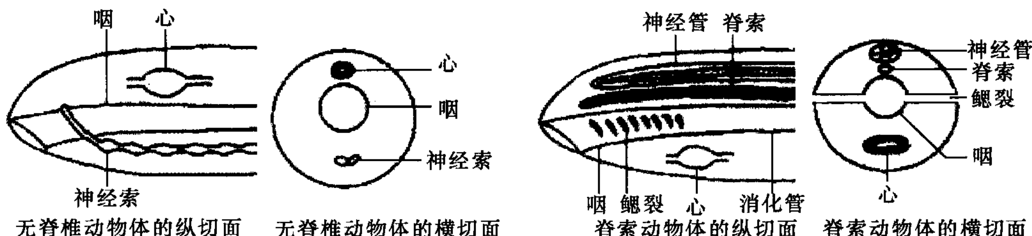


图 11-83　脊索动物与无脊椎动物构造模式比较图

1. 脊索　脊索是位于消化道和神经管之间的一条棒状结构，具有支持功能。脊索内部由泡状细胞组成，外围以结缔组织的鞘，坚韧而富有弹性（图 11-85）。泡状细胞含有液泡，吸水膨胀而使脊索具有一定的

硬度。所有脊索动物的胚胎早期均具有脊索，在低等脊索动物中终生保留，而在脊椎动物中却被骨质的脊柱所代替。

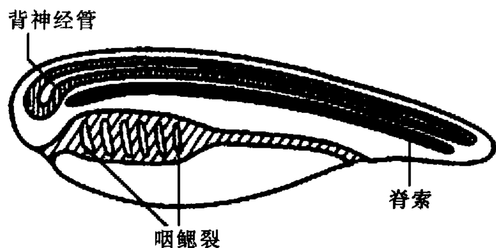


图 11-84 脊索动物的三大特征

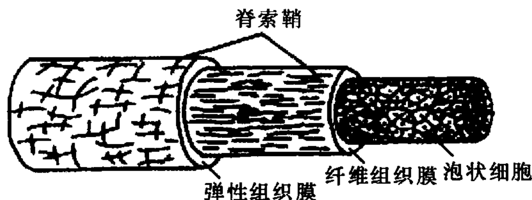


图 11-85 脊索的结构

2. 背神经管 背神经管是位于脊索背面的中空管状的中枢神经系统。脊椎动物的神经管前端膨大成脑，脑后的部分形成脊髓。

3. 咽鳃裂 消化道前段，即咽部两侧有一系列成对的裂缝，为鳃裂，称咽鳃裂。低等脊索动物及鱼类的鳃裂终生存在，其他脊椎动物只在胚胎期有鳃裂。

多数人认为，脊椎动物与棘皮动物、半索动物具有共同的祖先，由无脊椎动物进化而来。

二、脊索动物门的分类

脊索动物现存约有 40000 多种，分为两大类群三个亚门（表 11-10）。

表 11-10 脊索动物的主要类群

<table>
<tr><th>类群</th><th colspan="2">三大特征</th><th colspan="2">亚门及主要特征</th><th>分纲</th><th colspan="5">分纲的主要特征</th><th>生境</th></tr>
<tr><td rowspan="2">原索动物（无头类）</td><td rowspan="9">脊索
背神经管
咽鳃裂</td><td rowspan="2">没有真正的头和脑</td><td>尾索动物亚门</td><td colspan="6">幼体具三大特征，但脊索在尾部；变态发育为成体后只保留鳃裂；成体有被囊包被体外</td><td rowspan="5">水生</td></tr>
<tr><td>头索动物亚门</td><td colspan="6">三大特征终生存在，脊索纵贯全身</td></tr>
<tr><td rowspan="7">脊椎动物（有头类）</td><td rowspan="7">脊索或多或少被脊柱所取代，脑和感觉器官集中于明显的头部，有附肢</td><td rowspan="7">脊椎动物亚门</td><td rowspan="7">脊索或多或少被脊柱所取代，脑和感觉器官集中于明显的头部，有附肢</td><td>圆口纲</td><td>无颌</td><td rowspan="3">鱼形类</td><td colspan="3">无成对附肢；皮肤裸露；脊索终生存在，并出现雏形椎骨</td></tr>
<tr><td>软骨鱼纲</td><td rowspan="6">有颌</td><td colspan="2">软骨，盾鳞，外鳃，无鳔，歪尾型</td><td rowspan="2">单循环，偶鳍，体表具侧线</td></tr>
<tr><td>硬骨鱼纲</td><td colspan="2">一般为硬骨，硬鳞、圆鳞或栉鳞，内鳃，多具鳔，正尾型</td></tr>
<tr><td>两栖纲</td><td rowspan="4">四足类</td><td colspan="3">幼体鱼形，用鳃呼吸；成体出现五指（趾）型四肢，皮肤裸露湿润，以肺和皮肤呼吸</td><td>水生到陆生</td></tr>
<tr><td>爬行纲</td><td rowspan="3">羊膜类肺呼吸</td><td colspan="2">皮肤干燥，被以角质鳞、角质盾片或骨板</td><td rowspan="3">可以真正陆生</td></tr>
<tr><td>鸟纲</td><td rowspan="2">恒温动物双循环</td><td>全身被羽，前肢为翼</td></tr>
<tr><td>哺乳纲</td><td>体被毛，胎生（除单孔类）、哺乳</td></tr>
</table>

亚门一：尾索动物亚门

本亚门包括海鞘、柄海鞘等在内的大约 2000 种海生动物，多数种类的幼体自由生活，而成体营固着生活。个体从几毫米至 30cm 不等，幼体具脊索动物的三大主要特征，但脊索仅限于尾部，幼体经变态发育为成体，只保留鳃裂。体外包被特殊的被囊，由近似植物纤维素的被囊素所构成，因此尾索动物又称被囊动

物。下面以海鞘为例，介绍尾索动物的有关特点。

（一）成体的结构

1. 体壁　无骨骼，体表是被囊，被囊内是一层外套膜，顶部开口是入水管孔，其侧面有一出水管口（图11-86）。

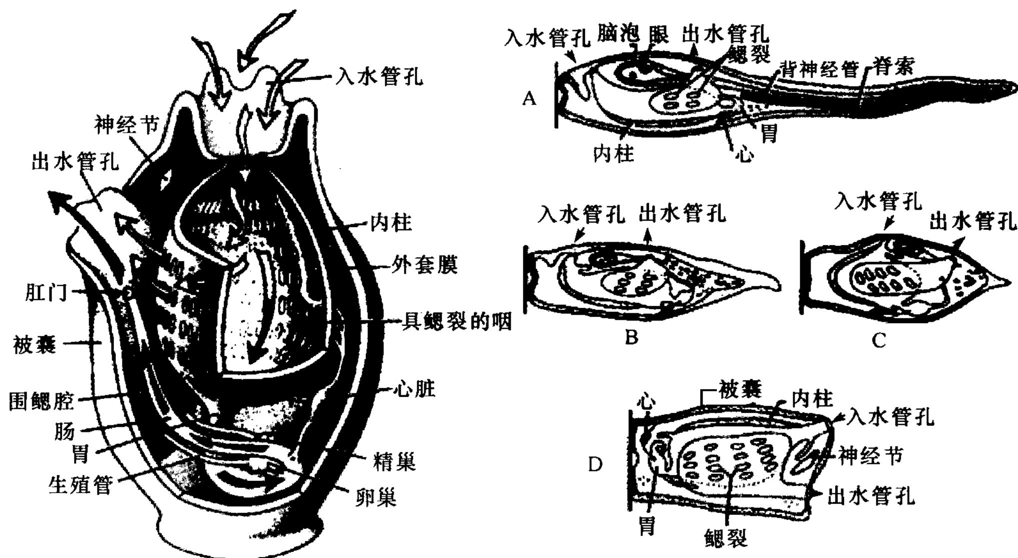
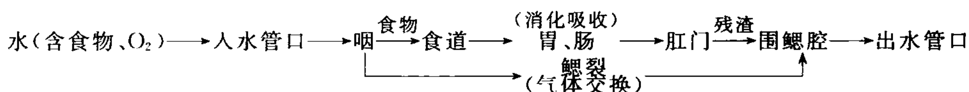


图 11-86　海鞘的内部结构（左）和幼体的变态发育过程（A→D，右）

2. 消化道和呼吸器官　消化道开口于入水管口，接着是咽、食道、胃、肠和肛门。呼吸器官是咽壁形成的许多鳃裂，咽内壁有丰富的毛细血管。肛门开口于围鳃腔。摄食和排遗、呼吸的过程大致如下：



3. 开管式循环　由心脏和血管组成，血管无动、静脉之分。血液在血管内有周期性地改变方向来回流动，血液无色。这种循环方式是脊索动物中独有的。

4. 无集中的排泄器官　仅在肠的弯曲处有一团具排泄机能的细胞。

5. 神经系统和感觉器官　由于海鞘营固着生活，因而神经系统和感觉器官都很退化，中枢神经只有一个实心的神经节。

（二）生　殖

营有性生殖和出芽生殖，甚至存在世代交替。雌雄同体，但异体且体外受精。

（三）幼体和逆行变态

受精卵在海水中发育为幼体，过几小时的自由生活，找到一适合物体并附着其上，便开始营固着生活和变态。幼体具有脊索动物的三大特征，变态后只保留咽鳃裂并由体壁分泌被囊素形成被囊。像这种从幼体到成体结构更为简单化的变态称为逆行变态或退化变态（图11-86）。

亚门二：头索动物亚门

本亚门动物因其脊索纵贯全身并伸到身体最前端而得名。约25种，分布在全世界的热带和亚热带的浅海中。以常见的种类——文昌鱼为例，介绍头索动物的特点。

（一）主要特征

1. 外部形态　体形像小鱼（图11-87），半透明，无头和躯干之分，左右侧扁，两端较尖。无偶鳍，背鳍、尾鳍和臀鳍各一个。身体除口以外，还有两个孔与外界相通，即腹孔或围鳃腔孔和肛门。

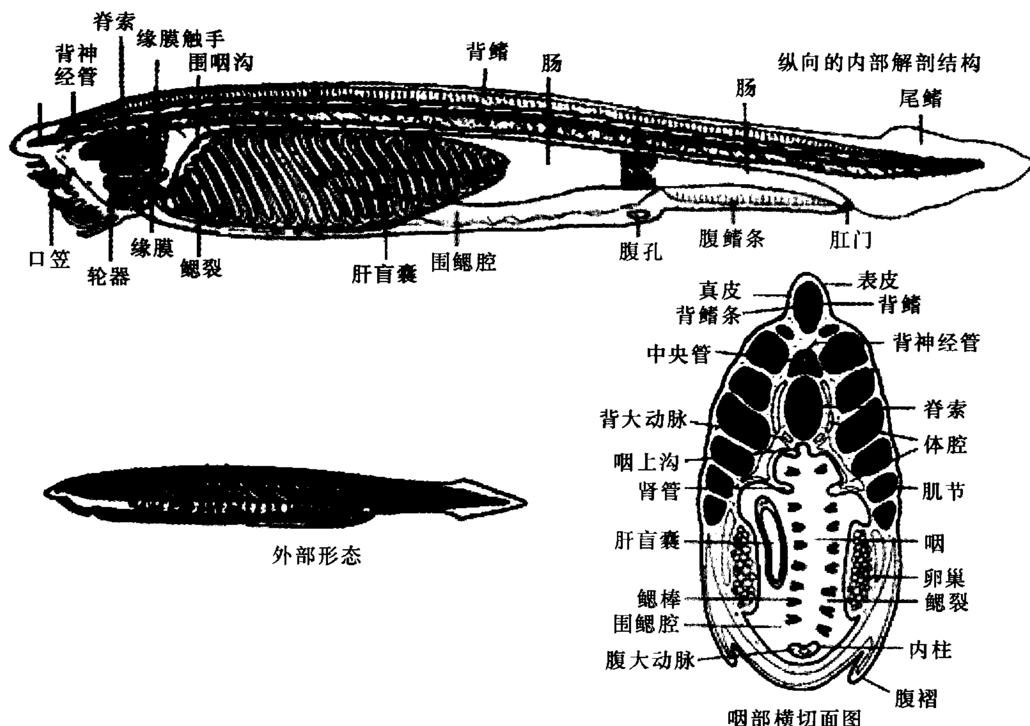


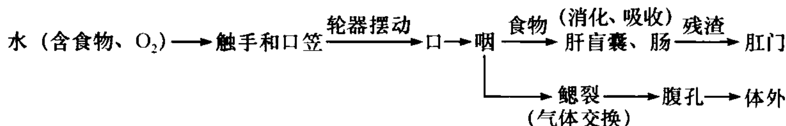
图 11-87　文昌鱼

2.体壁　皮肤有表皮和真皮的分化；无骨质的骨骼，只有纵贯全身并一直向前越过神经管的脊索。

3.消化和呼吸　文昌鱼很少活动，被动营养，以滤食为生。消化道由口、咽、肠和肛门构成。

口附近有一滤食器官：身体前端有口笠和触须，口笠以内是口，其周围有一环形的缘膜及其轮器和缘膜触手。轮器的摆动使带有食物的水流进入口中。口笠、触须和触手有滤食的作用。

咽部非常发达，两侧壁呈鳃裂状，咽内壁有大量的毛细血管，因而具有收集食物和呼吸的双重作用（与海鞘类似）；肠为一直管，起始处有一向前伸出的盲囊，称为肝盲囊，有腺细胞，可分泌消化液，相当于脊椎动物的肝脏。摄食、消化与呼吸可大致归纳如下：



4.排泄　没有集中的肾脏，有数十对肾管按体节排列，肾管一端开口于围鳃腔，另一端以管细胞贴紧体腔。

5.生殖　雌雄异体，生殖腺约 26 对，按体节排列于围鳃腔的两侧，无生殖导管，生殖细胞从腹孔排出体外，体外受精。

6.循环　循环系统已具有脊椎动物的基本模式。无心脏，但腹大动脉能搏动。血液无色，无血细胞，无呼吸色素，氧气通过渗透进入血液。

7.神经　中枢神经系统没有脑和脊髓的分化，只有一条中空的神经管。

8.发育和变态　文昌鱼的受精卵经过桑葚胚、囊胚、原肠胚、神经胚等阶段（图 11-88），经历不到一天的胚胎发育，体表被有纤毛的幼体突破卵膜在海水中自由游泳，不久后沉落海底进行变态。

（二）进化特征和地位

1.进化特征　具有脊椎动物的一些特征，如：分节的肌肉、典型的脊椎动物式的血液循环模式、相当于肝脏的肝盲囊、周围神经的分开的背腹根、相当于脑下垂体的哈氏窝。

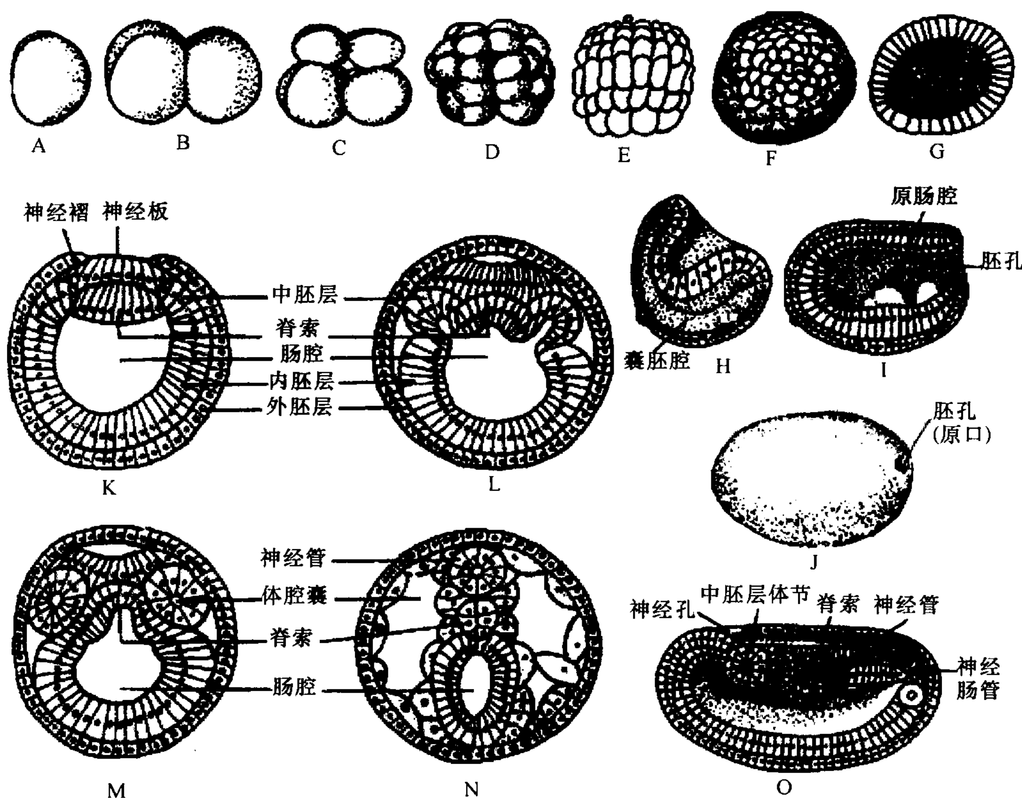


图 11-88　文昌鱼胚胎发育

A～D. 卵裂期　E. 桑葚期　F～G. 囊胚及其剖视　H～I. 原肠期的剖视　J. 原肠胚后期外观
K～N. 神经期及胚层分化各阶段的剖视　O. 视神经管、脊索、中胚层体节的形成(纵切面)

2. 进化地位　是前脊椎动物的原始类群，是脊椎动物的姐妹群。这是因为，头索动物一方面具有脊椎动物的一些主要特征，但同时又有许多原始的和特化的结构，如：无头、无成对附肢、无心脏、无集中的肾脏、生殖腺多对等。

亚门三：脊椎动物亚门

(一)脊椎动物亚门的一般特征(图 11-89)

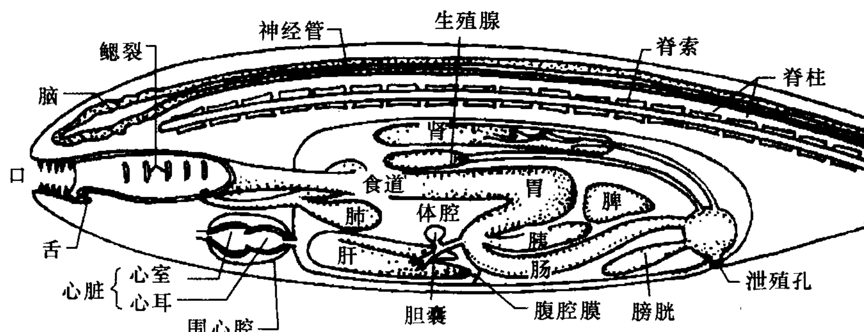


图 11-89　脊椎动物的主要结构模式图

1. 发达而集中的神经系统　神经管前端膨大并分化出脑，以及嗅、视、听等感觉器官，并加以头骨保护，因而出现了明显的头部，故脊椎动物又称有头类，这样便提高了动物个体对外界刺激作出反应的灵敏性。

同时，在脑的后部，神经管分化成了脊髓，并有椎管保护。

2. 脊柱代替了脊索　在绝大多数的种类中，脊索只见于胚胎早期，以后被脊柱所代替。脊柱保护着脊髓，其前端发展出头骨保护着脑。

3. 具有上、下颌　除圆口类外，脊椎动物出现了上、下颌，能主动摄食以提高营养。

4. 成对的附肢　除圆口类外，脊椎动物出现了成对的附肢，但不超过 2 对。

5. 用鳃或用肺呼吸　呼吸器官进一步完善，原生的水生种类（如鱼）以鳃呼吸，次生的水生种类（如鲸）和陆生种类只在胚胎期间出现鳃裂，成体则以肺呼吸。

6. 出现了集中的肾脏　集中的、结构复杂的肾脏代替了分节排列的肾管，提高了排泄能力。

7. 肌肉质的心脏　肌肉质的有搏动功能的心脏代替了腹大动脉，加强了体内的运输能力。

（二）脊椎动物的基本结构和功能

1. 外形　脊椎动物具有两侧对称的身体，典型的身体可区分为头部、颈部、躯干部和尾部。头部明显，集中了包括脑、眼、鼻、耳和具有上、下颌的口器在内的重要器官。颈部的出现是陆生脊椎动物的特征，增加了头部运动的灵活性；水栖动物没有颈部，两栖类颈部不明显。躯干部一般有两对附肢，但圆口类没有成对附肢，蛇类附肢退化。尾是脊椎动物的主要特征之一，紧接躯干部，以肛门为界；水生脊椎动物的尾部发达，是推动身体前进的重要运动器官；陆生脊椎动物主要以四肢运动，尾部细弱而不发达，蛙类和类人猿的尾退化了。

2. 皮肤及其衍生物　脊椎动物的皮肤由表皮和真皮构成。表皮为复层扁平上皮，表皮最深的那层上皮是细胞呈立方状的基底层，又称生发层。①表皮衍生物：有鱼类和蛙类的黏液腺，分泌出的黏液利于在水中游泳，蛙类能保持皮肤湿润有助于皮肤呼吸。适于陆生爬行类的角质鳞甲，鸟类的羽毛和哺乳类的毛发、皮肤腺以及鳞、爪、蹄、指甲和犀牛角都是表皮的衍生物。②真皮衍生物：有哺乳动物的多数实角、硬骨鱼的各种鳞片等。③皮肤衍生物：如哺乳动物的牙齿、洞角、长颈鹿角和软骨鱼的盾鳞等都是表皮和真皮共同衍生而成。④皮肤色素细胞：使皮肤呈现多种颜色，常见于鱼类和两栖类。

皮肤的功能主要是保护机体免受外界的各种损害，还有补充、辅助内部器官的机能：呼吸（蛙类）、排泄（哺乳类）、分泌（蟾蜍）、感觉（鱼类、鸟类和哺乳类）、运动（鸟类翼羽、蝙蝠皮膜）、求偶（鱼类和鸟类在生殖季节以体色互辨雌雄）等。

3. 骨骼系统　脊椎动物的骨骼都是内骨骼，具有支持和造血等的功能。骨骼系统主要分为中轴骨骼和附肢骨骼两大部分。中轴骨骼包括头骨、脊柱、肋骨、胸骨。附肢骨骼包括带骨和肢骨。

(1)头骨　头骨与脊柱直接相连，包括脑颅和咽颅两部分。脑颅是中轴骨骼延伸的最前端部分，具有保护脑以及眼、鼻、耳等重要器官的作用。咽颅由一系列的咽弓组成，有保护和支持咽部的功能。

(2)脊柱　脊柱由一个个脊椎连接而成，脊椎的椎体有五种类型，反映了脊索被脊柱代替的程度。

①双凹型　椎体两端都内凹成弧形，各椎体间残留念珠状的脊索，脊椎间无明显关节，因此缺乏局部运动。如鱼类、有尾两栖类和某些爬行类的脊柱。

②前凹型　椎体前凹后凸，因此前后两椎体构成关节，使身体动作较灵活。如无尾两栖类，多数爬行类的多数脊椎骨和鸟类的环椎。

③前凸型　椎体前凸后凹，前后椎体也成关节，身体活动也较灵活，如无尾两栖类的负子蟾、多数蝾螈和少数爬行类。

④异凹型　又称双凸型或马鞍型，椎体两端都向外凸，形似横放的马鞍，脊索已不存在，仅见于鸟类的颈椎。异凹型结构大提高了脊柱的灵活性，是以灵活的颈部对鸟类的前肢变为翼和脊柱大多愈合加以补偿的特化结构。

⑤双平型　椎体两端扁平，椎体间有明显的关节，并垫有纤维性软骨构成的椎间盘，以缓冲活动时的摩擦，脊索已消失，双平型为哺乳类特有的椎体类型。

脊柱由一系列脊椎组成，脊椎的种类，由鱼类的体椎和尾椎 2 种，发展到两栖类的 4 种（颈椎、躯干椎、荐椎和尾椎），到爬行类及其以上动物的 5 种（颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎）。

(3)肋骨和胸骨　肋骨一端连于躯干部脊椎骨两侧的横突上，另一端有的是游离状态，如鱼类；有的连接胸骨而构成胸廓，以利于保护心、肺等器官和协助呼吸。

胸骨为位于躯干腹面中央的一长列扁骨。两栖类开始出现，但因两栖类无肋骨，胸骨只与肩带相连。爬行类及其以上的动物，胸骨既与肩带相连，又与肋骨相连，和脊柱、肋骨共同构成胸廓。少数种类如蛇、龟

缺乏胸骨。

(4)附肢骨　包括肢骨和带骨。鱼类偶鳍的鳍条可认为是进化到陆生脊椎动物的四肢骨。前肢骨通过肩带与胸骨相连,肩带由肩胛骨、乌喙骨和锁骨三块组成。后肢骨通过腰带与荐椎相连,腰带由髂骨、坐骨和耻骨三块组成。

4.消化系统　包括消化道和消化腺。随着动物向高等演化,消化系统也趋于完善,一般分为口腔、咽、食道、胃、肠、肛门等部分。

(1)口腔　大多数脊椎动物的口腔具有上、下颌,可以灵活捕捉食物。多数鱼类、两栖类、爬行类的口腔具有许多小而尖锐的牙齿,只用于咬住食物不致脱落。鸟类没有牙齿,以角质的喙啄取食物。哺乳动物具有异齿型的牙齿,有捕食和机械消化功能。多数脊椎动物的口腔具有唾液腺,能分泌唾液以湿润口腔和食物,只有哺乳动物的唾液才有淀粉酶。

(2)咽　低等水栖动物的鳃裂位于此处,陆生脊椎动物咽的腹面连接呼吸道。

(3)食道　鸟类的食道常有一膨大的嗉囊,其功能是暂时储存和软化食物。其他动物的食道没有明显的特化结构。

(4)胃　从低等种类到高等种类,由分化不明显到显著膨大。如草食性的鱼类没有明显的分化,鸟类分化为腺胃和肌胃两种,哺乳类一般为单胃,而反刍类的却有 4 个室的复胃。

(5)肠　一般分为十二指肠、小肠、大肠和直肠,小肠和大肠分界处还有外突的盲肠。十二指肠和小肠是主要的消化和吸收场所,大肠主要是吸收水和无机盐,直肠是暂时储存粪便之处。多数草食性脊椎动物的盲肠发达(反刍类除外),盲肠内有大量的帮助消化纤维素的一些微生物。

(6)肛门　多数种类直接开口于体表,也有的种类开口于泄殖腔。

5.呼吸系统　低等水栖脊椎动物(主要有圆口类和鱼类)用鳃呼吸,陆栖和高等水栖动物用肺呼吸。

6.循环系统　包括血液循环系统和淋巴系统两部分。

(1)心脏　圆口类开始都有心脏,心脏在胚胎发育早期最先发生,由一对血管合并、弯曲、扭转、膨大而特化为心房和心室。

圆口类和鱼类的心脏属于原始类型,只有一心房和一心室,以及静脉窦、动脉圆锥(软骨鱼类)或动脉球(硬骨鱼类),血液只能单循环,心腔中的血液都是缺氧的。

两栖类的心脏有二心房和一心室,体循环和肺循环共同拥有一个心室,称不完全双循环。左心房、右心房和心室中分别含有动脉血、静脉血和混合血。

爬行类的心脏也只有二心房和一心室,但其心室中出现了自心尖到动脉基部的半隔膜甚至完整隔膜的进化,静脉窦退化,动脉圆锥也消失。仍属于不完全的双循环。

鸟类和哺乳类的心脏已分隔为完整的四室,构成了完全的双循环。左心房和左心室中是动脉血,右心房和右心室中是静脉血。

(2)血管　包括动脉、静脉和毛细血管三种。

①动脉　在鱼类中,腹大动脉分出各入鳃动脉和出鳃动脉,统称为动脉弓。动脉弓的变化反映了动物的演化程度(图 11-90)。原始类型的脊椎动物有 6 对动脉弓,软骨鱼类只有 5 对,硬骨鱼类减为 4 对。两栖类开始因鳃消失,第三对动脉弓演变为颈动脉;第四对动脉弓演变为体动脉弓,左右体动脉弓在背中央合成一条背大动脉;第五对消失,第六对演变为肺动脉。爬行类又分化出左体动脉弓和右体动脉弓。鸟类的左体动脉弓消失,只保留右体动脉弓。哺乳类的右体动脉弓消失而保留左体动脉弓。

②静脉　静脉血从毛细血管经过前主静脉和后主静脉回流到心脏,但不是所有静脉血都直接回到心脏。来自一部分内脏器官的静脉及尾部的静脉,通过两根门静脉先把血液分别运送到肝脏和肾脏;然后由肝脏和肾脏的毛细血管汇集,再到总主静脉流回心脏。由肠、胃、脾、胰等内脏的毛细管汇合成的肝门静脉进入肝脏,由尾部的毛细血管汇合而成的尾静脉,再进入肾脏的血管便为肾门静脉。血液从肝脏和肾脏流出的血管分别为肝静脉和肾静脉,它们最后汇集成总主静脉回到心脏。

圆口类的肝门静脉正式出现,但未形成肾门静脉。鱼类具有 2 门静脉。两栖类和爬行类也具有 2 门静脉,同时还出现肺静脉,但是龟鳖类的肾门静脉退化。鸟类的肾门静脉趋于退化,只有少数分支进入肾脏,其主干通向肾腹面与股静脉汇合而成髂静脉,两髂静脉合成后大静脉;并且由尾静脉分出一条鸟类特有的尾肠系膜静脉连接肝门静脉。哺乳类的静脉系简化,只有肝门静脉而没有肾门静脉。

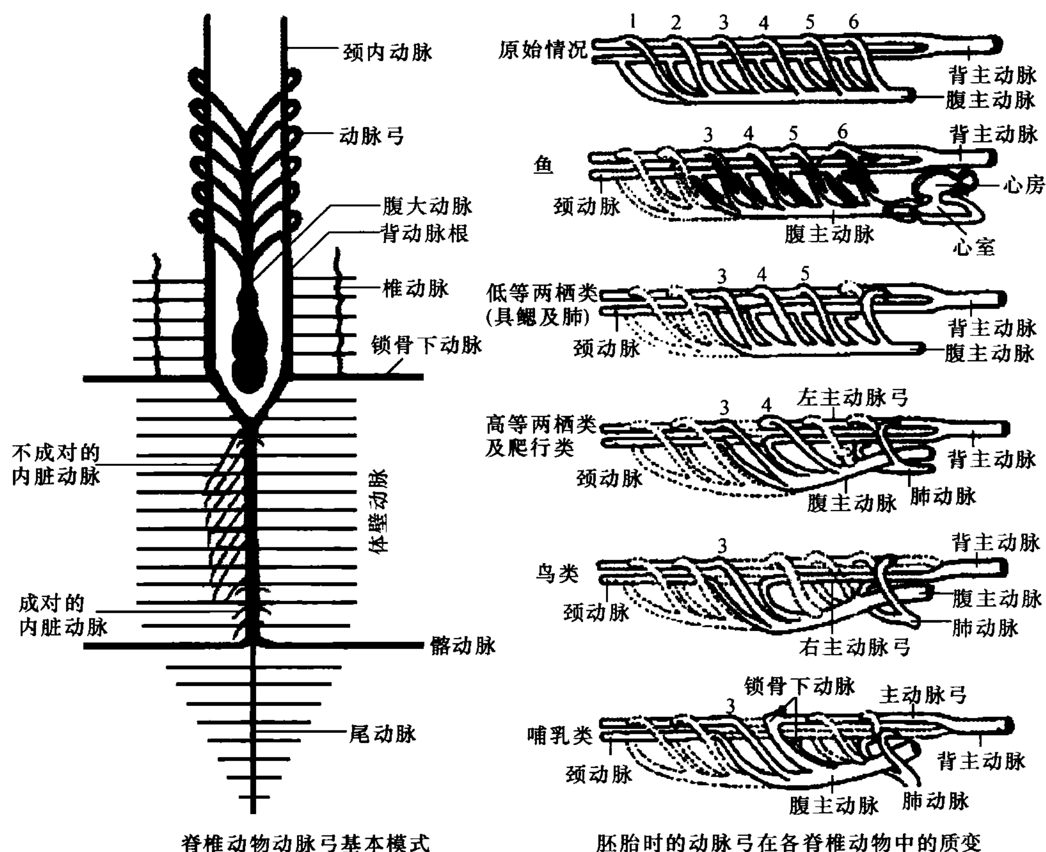


图 11-90　动脉弓及其质变

(3)淋巴系统　鱼类和两栖类不够发达，爬行类以上动物有了右淋巴导管和胸导管，最后将淋巴液流入静脉。

7. 排泄系统　包括 1 对肾脏、1 对输尿管、1 个膀胱和 1 条尿道。脊椎动物的肾脏发生经历了三个阶段：前肾、中肾、后肾(图 11-91)，这也反映了动物的进化过程。

(1)前肾　前肾位于体腔前部，是原始的排泄器官，只由一系列前肾管组成。少数圆口类终生存在，鱼类和两栖类的幼体也存在，并起排泄作用。一切脊椎动物的胚胎时期都有前肾发生。前肾的输尿管称前肾管。

(2)中肾　中肾发生在前肾后方，位于体腔中部。中肾是鱼类和两栖类成体的排泄器官。中肾形成时，前肾随之退化，前肾管转化为中肾管而执行输尿功能。但在雄性的中肾管与生殖腺发生联系，因而兼有输精作用。羊膜动物的前肾、中肾依次存在于胚胎的不同时期。

(3)后肾　后肾发生在中肾后方，位于体腔后部，成为最高级的排泄器官。存在于爬行类、鸟类和哺乳类，即羊膜类动物。后肾的一对输尿管由中肾管基部生出的一对突起，向前延伸各和一个后肾连接而成。后肾发生之后，雌性的中肾管便完全消失，而雄性的中肾管仍旧与生殖腺联系，在高等动物中，中肾管已成为专门的输精管了。

8. 生殖系统　生殖系统由生殖腺和生殖管道组成。脊椎动物一般是雌雄异体。雌性个体产生的卵细胞在卵巢成熟后先排到体腔里，然后转移到输卵管再排出体外。两栖类的雄性个体的中肾管兼有输精功能；羊膜动物的中肾退化后，雄性个体的中肾管则变成专门的输精管。

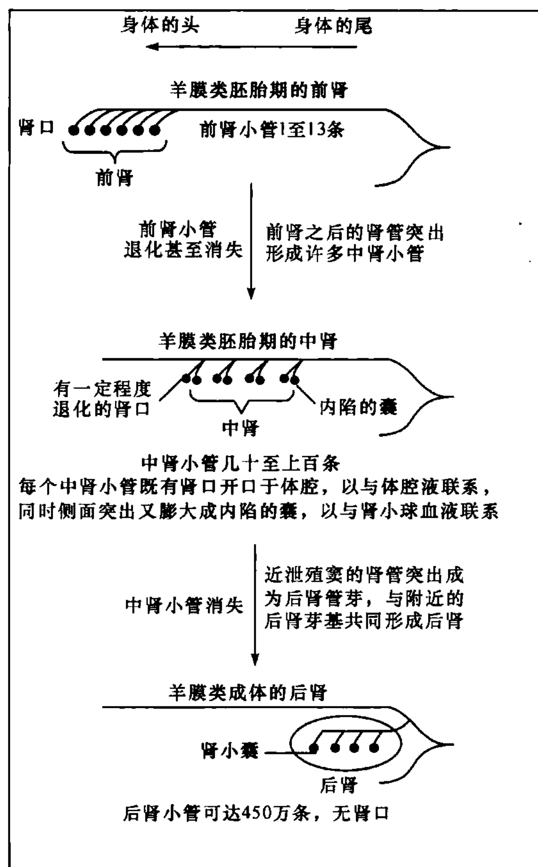


图 11-91　羊膜类肾脏的发育及其结构特点

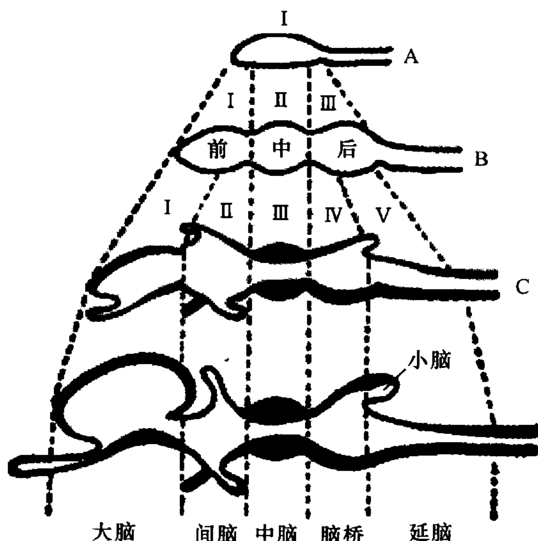


图 11-92　脊椎动物神经管发育成脑的几个阶段
A. Ⅰ神经管膨大　B. Ⅰ前脑，Ⅱ中脑，Ⅱ菱脑
C. Ⅰ端脑，Ⅱ间脑，Ⅲ中脑，Ⅳ小脑，Ⅴ延脑

9. 神经系统和感觉器官

(1)神经系统　神经系统包括中枢神经系统、周围神经系统和植物性神经系统三个部分。周围神经系统包括脑神经(非羊膜类 10 对，羊膜类 12 对)和脊神经，并且脊神经在椎间孔内侧都有背、腹根之分，属于混合神经。中枢神经系统包括脑和脊髓，是一切神经活动的调控中心。脑和脊髓是胚胎时期的神经管前端分化而成的，其内部还保留了原始的管腔，分别为脑室和脊髓腔，它们相互沟通并充满脑脊髓液。

脑分为端脑(大脑)、间脑、中脑、后脑和延脑五个部分。

①脑的发育与进化　在脊椎动物胚胎发育的早期，神经管的前端膨大并分化为三个脑泡，即前脑、中脑和菱脑(后脑)。神经管的中央腔扩展成为脑室，其中充以脑脊髓液。继续分化：①前脑分化为端脑和间脑：端脑将来发展成大脑(包括海马体和纹状体)，间脑将来发展为丘脑、下丘脑和松果体；②后脑分化为脑桥、小脑及延髓；③中脑发育成视叶(图 11-92)。

各类脊椎动物的脑都是同源器官，都包含大脑、间脑(包括丘脑和下丘脑)、小脑和脑干(包括中脑、脑桥和延髓)。脑的进化趋势是大脑日益发达，小脑也越来越重要，中脑则相对地变小、重要性也逐渐降低(图 11-93)。

②大脑及其进化　原始形式的大脑较小，只是左右一对表面平滑的隆起(即大脑半球)和从大脑半球伸向前面的嗅球(图 11-93)。两半球的腔即第一、二脑室。原始大脑的表面为白质，白质内存在的灰质团块称为纹状体，白质内侧、靠近脑室的部分为细胞体构成的灰质(称为古脑皮)。古脑皮大概只有嗅觉的功能，还不能起更复杂的协调以及互相联系的作用。

鱼的大脑：除灰质部分增大以外，基本上仍处于原始大脑的阶段(图 11-93A、94A)，几乎只有嗅觉的功能。

两栖类的大脑：在功能上仍以嗅觉为主，但对传来的冲动已经有了一定的整合和协调的能力。在结构

上，自两栖类到哺乳类，大脑的灰质逐渐增多也逐渐外移，最终覆盖在大脑表面形成大脑皮层。两栖类出现了原脑皮（又称原皮层）并位于脑顶部内侧（图 11-93B，94B），突触也大大增多了。

爬行类的大脑：半球表面开始出现一个新的结构，即新皮质或称新脑皮（11-93C 和 94C、D），是感觉和运动的最高控制中心。

在最早的脊椎动物，中脑最重要，是感觉和运动的控制中心，以后丘脑发展起来，取代了中脑的一部分作用，并逐渐代替中脑成为控制中心。新皮质发展后，又取代了丘脑和中脑而成为最高的控制中心。爬行类的中脑只起到中转的作用，以及一些视觉功能和一定的控制情绪的作用。

鸟类的大脑：皮层不发达，但大脑底部的纹状体（11-93D）发达，是中枢神经系统控制运动的最高级中枢，也是鸟类的复杂本能活动“智慧”中枢。鸟类来自一支没有发生新皮质的原始爬行类，所以鸟类的大脑没有新皮质，大脑表面平滑，不像哺乳类大脑那样有沟回，嗅叶也大大退化。大脑的顶壁很薄，但底部的纹状体却发达起来，而这一部分在所有其他脊椎动物都是较不发达的。

人和哺乳的大脑：人的大脑皮质是新皮质（图 11-93E 和 94E、F），很发达（具体见本章的第一节）。原皮质由于新皮质的发展而被挤到里面，成为海马体；海马体仍很重要，具有嗅觉、控制情绪、记忆等功能。如将蛙的大脑全部切除，蛙一切行为基本正常；去掉大脑皮质的大鼠，在行动上也无显著缺陷；去掉大脑皮质的猫也能缓慢行动、吞咽和发声；但去掉大脑皮质的猴和人就完全失去了生活能力，很快死去。可见，动物越高等，大脑皮层对整个生命活动影响的程度也就越大。

③间脑　位于两大脑半球后方，背面分为顶器和松果体（脑上腺），腹面伸出一个脑漏斗并连接末端的脑垂体（脑下腺）。间脑内有第三脑室，其两侧后壁为丘脑。大脑皮层不发达的动物，丘脑就是中枢神经系统的高级感觉中枢，尤其与视觉有密切关系，故又称为视丘。大脑皮层发达的动物，丘脑是感觉神经纤维上传大脑和大脑下达纤维所经过的联络站，成为次级感觉中枢。但丘脑的下部（下视丘）为植物性神经系统的高级中枢，有调节血压、新陈代谢、内分泌活动和唾液腺分泌等功能。

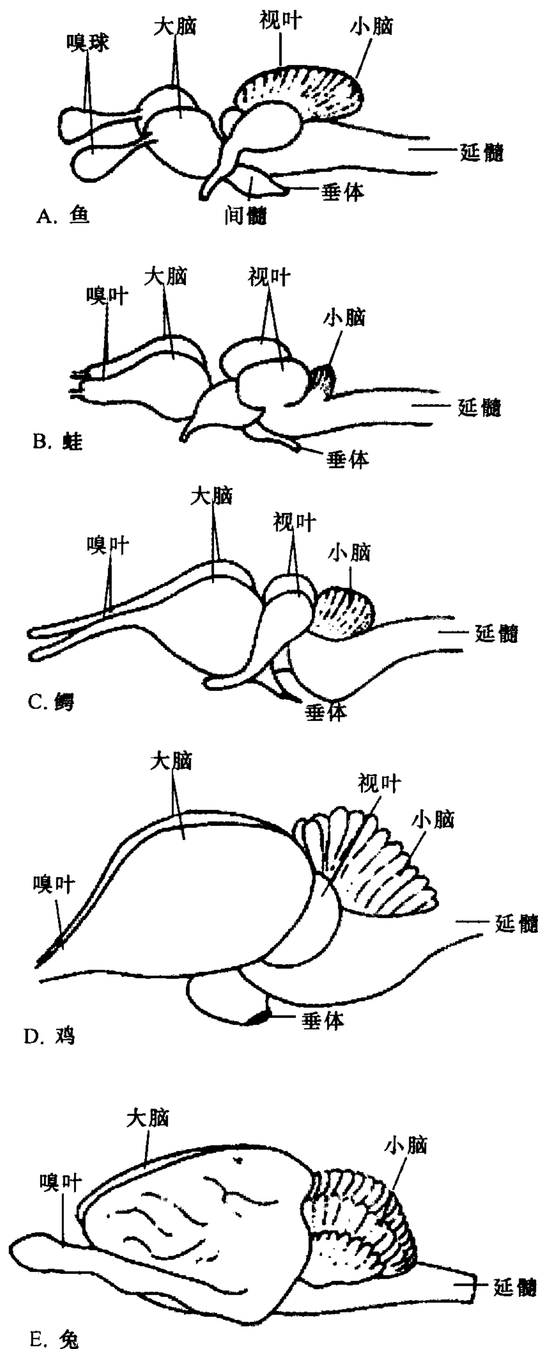


图 11-93　脊椎动物脑（外形）的进化

④中脑　位于间脑后方，其背部为一对视叶，哺乳动物有四个，称为四叠体，这是动物的视觉和听觉中枢。中脑内有一窄管为中脑导管，沟通第三脑室和第四脑室。中脑下部是脑脚，它和脑桥、延脑合称脑干。

⑤后脑　其背部的突起称为小脑，而其腹面的两侧成为脑桥。小脑是调节身体平衡和运动的中枢。

⑥延脑　其中有第四脑室，与脊髓中央管连通。延脑有极其重要的生命活动中枢，如调节呼吸、循环和分泌等的中枢。

（2）感觉器官　脊椎动物的感觉器官可分为两大类：一类是感受物理性刺激的器官，如皮肤感受器、听

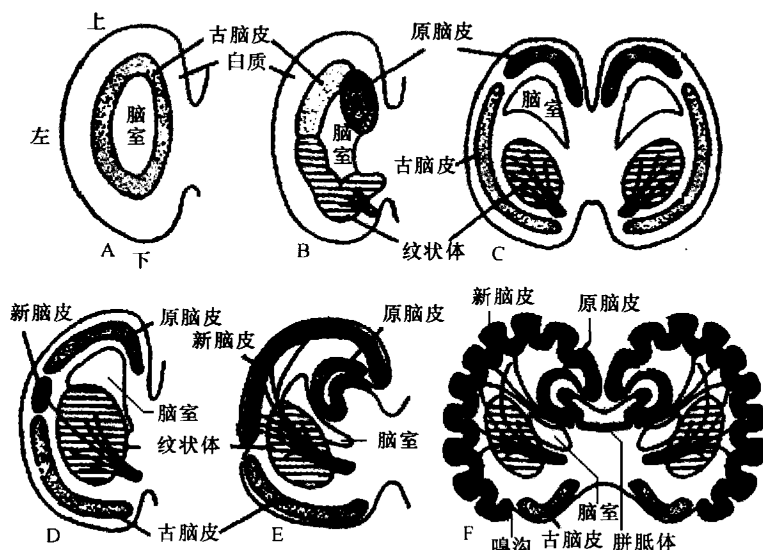


图 11-94　脊椎动物脑皮(切面)的进化

A. 原始阶段　B. 两栖类　C. 原始爬行类　D. 高等爬行类　E. 原始哺乳类　F. 高等哺乳类

器与平衡器、视觉器等;另一类是感受化学性刺激的器官,如嗅觉器和味觉器。

①皮肤感觉器　包括冷觉、热觉、触觉和压觉等感觉器,各种脊椎动物都有。

②听器与平衡器　耳兼有听器与平衡器的作用,最高级的耳可分为外耳、中耳和内耳,其中内耳最关键,它由感觉身体平衡的半规管、前庭以及与听觉有关的耳蜗组成。圆口类和鱼类只有内耳,两栖类出现中耳,爬行类开始有了外耳。

③视觉器　眼是脊椎动物的视觉器,为各种脊椎动物所具有。

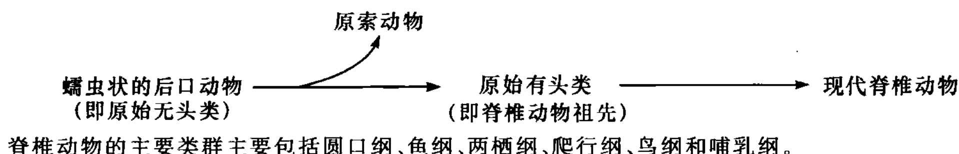
④嗅觉器和味觉器　脊椎动物的嗅觉器都位于鼻腔内的感觉上皮上。味觉器分布于圆口类的头部体表,鱼类的全身表面,哺乳类主要在舌部。

四、脊索动物的起源与进化

脊索动物是由哪一个门的无脊椎动物进化而来,是近百年来许多学者研究的重要课题,由于化石种类的不足,人们只能用比较解剖学、胚胎学、分子生物学等手段来研究、分析和推断,并提出了种种假说,这里介绍两个重要的假说。

1. 环节动物说　认为脊索动物起源于环节动物。理由是这两类动物都是两侧对称和分节的,都有分节的排泄器官和发达的体腔,都是密闭式的循环系统。环节动物的背、腹部与脊索动物的腹、背部器官有很多的一一对应的相似方面。

2. 棘皮动物说　认为脊索动物和棘皮动物来自共同的祖先,并由此分为三支演化:一侧支进化为棘皮动物,另一侧支进化为半索动物;主干进化为脊索动物。理由是棘皮动物在发育过程中属于后口动物,同时以体腔囊法形成体腔,这与一般无脊椎动物不同而与脊索动物近似。从幼体来看,棘皮动物的幼体与半索动物的幼体极为相似;从生化研究来看,棘皮动物和半索动物的肌肉中都含有肌酸和精氨酸,这不仅说明这两类动物的亲缘关系,也同时说明它们都是处于无脊椎动物(仅有精氨酸)和脊索动物(仅有肌酸)之间的过渡地位。现在更多的学者赞同这一假说,并认为由蠕虫状的后口动物即原始无头类,进化为原始有头类(脊椎动物祖先),到现代脊椎动物,即:



脊椎动物的主要类群主要包括圆口纲、鱼纲、两栖纲、爬行纲、鸟纲和哺乳纲。

第十三节 圆口纲

一、主要特征

1. 外部形态 圆口动物是低等的无颌类脊椎动物，其身体分头、躯干和尾(图 11-95)。皮肤裸露无鳞，单细胞腺发达。无偶鳍，只有奇鳍(背鳍和尾鳍各一个)，1 对眼的后两侧各有 7 个鳃裂开孔。头前端具口漏斗。尾前部腹面有肛门和泄殖孔。营寄生或半寄生，以口漏斗吸附于寄主体表或钻入体内。

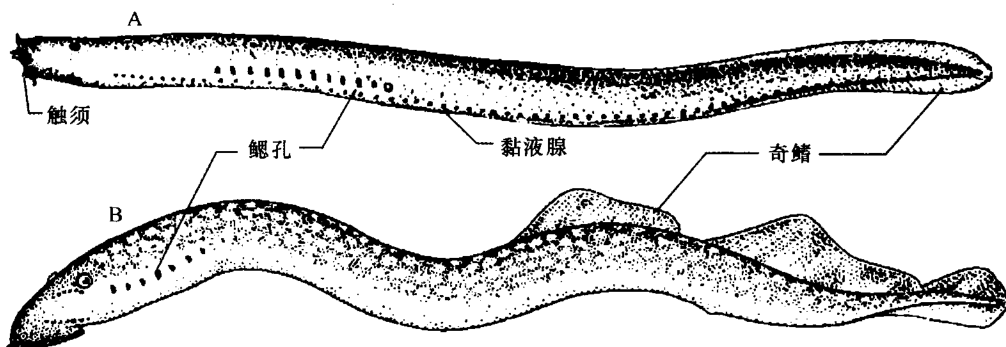


图 11-95 盲鳗(A)和七鳃鳗(B)

2. 原始和特化的结构 无成对的附肢，原尾型的尾。无上下颌。肌节原始不分节。具有特殊的鳃囊和内鳃孔。

3. 进步而又不完善的结构(图 11-96)

(1)皮肤裸露，由多层上皮细胞的表皮和有规则排列的结缔组织的真皮组成。

(2)身体主要的支持结构仍为脊索，但已出现了雏形的脊椎骨，即脊索背面的每一个体节出现两对极小的软骨弧片。

(3)背神经管分化为脑和脊髓，脑又进一步分化为大脑、间脑、中脑、小脑和延脑五个部分，但依次排列在一个平面上。

(4)头骨非常原始，仅有脑下方的软骨基板为代表。口吸盘周缘及其内部有许多由表皮产生的角质齿。

(5)有集中的感觉器官：嗅觉器官为单个的外鼻孔；听觉器官仅有内耳的前、后半规管；视觉器官为 1 对眼，眼已具有脊椎动物眼的基本模式。

(6)已有心脏的分化：心脏由 1 心房、1 心室、1 静脉窦组成，血液中已有红细胞。

(7)具有集中的肾脏：成体有前肾 1 对，盲鳗的幼体有全肾(又称原肾，图 11-96)1 对。

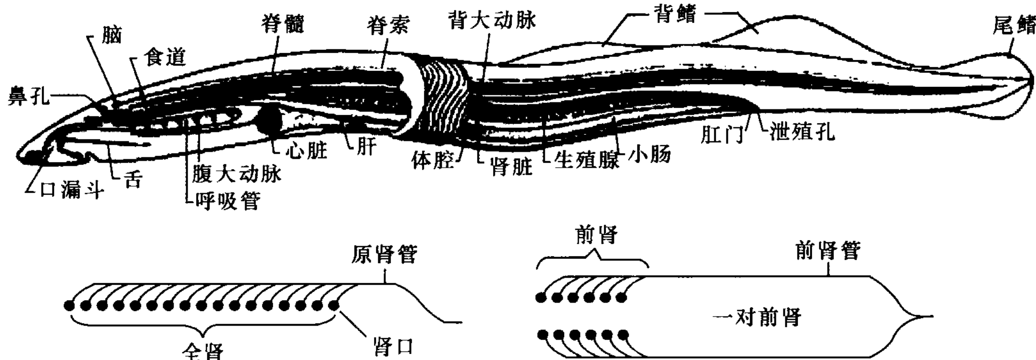


图 11-96 七鳃鳗成体解剖及全肾和前肾的结构

全肾由沿体腔全长并按体节排列的肾单位组成,每一肾小管的一端以带有纤毛的漏斗形开口于体腔,另一端汇入原肾管,以原肾管的后端通向体表。

前肾位于体腔前端背中线两侧,呈小管状(称前肾小管),若干,分节排列,可见前肾小管与无脊椎动物的后肾管类似。前肾小管的肾口附近有血管球分布,血管球以过滤的方式将血液中的废物排入体腔中,尔后借助于纤毛的摆动而进入肾口。

(8)具有集中的生殖腺:雌雄异体(七鳃鳗)或同体(盲鳗),生殖腺单个,但无生殖管道,成熟的精子和卵子进入体腔经泄殖孔排出体外。

综上所述,圆口纲的主要特征是:无上下颌;无成对附肢(偶鳍);具有裸露的、黏液腺发达的皮肤;背神经管分化为脑和脊髓,但脑的分化程度较低;有不完整的头骨,头部有集中的嗅、听、视觉器官;脊索终生存在,有雏形的脊椎骨;原始肌节。特化的结构是具有吸附性的口吸盘(口漏斗)和发达的角质齿;以及支持鳃部的特殊鳃篮。

二、圆口纲的分类

分两目:盲鳗目和七鳃鳗目。

1.盲鳗目:均为海生,营完全寄生生活。是鱼的大敌。

2.七鳃鳗目:分布于淡水和海洋中,营半寄生生活,是鱼的大敌。具有7对鳃囊,具口漏斗和齿舌。

三、进化地位

圆口纲是现存脊椎动物中最低等、最原始的一纲,由原始有头类发展进化而来。

第十四节　软骨鱼纲和硬骨鱼纲

一、鱼类的主要特征

(一)外　形

身体呈流线形或纺锤形(图 11-97),分为头、躯干、尾三部分。具奇鳍和偶鳍,偶鳍和尾鳍对推进鱼体前进以及控制身体位置和游泳方向起着重要作用。硬骨鱼的口端位、正尾型;软骨鱼的口腹位、歪尾型。

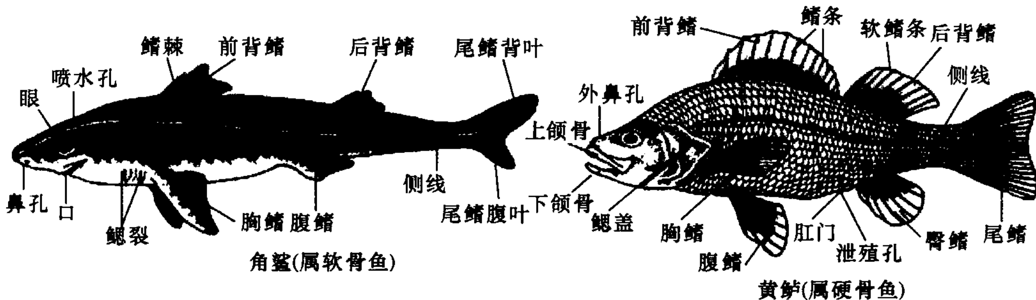


图 11-97　鱼的外形

(二)体表的结构

1.皮肤　表皮和真皮均为多层细胞,且皮下组织极少;表皮内具有大量单细胞腺;没有皮肤肌。腺体分泌的黏液使体表黏滑,减少水中游泳的阻力,还能保护躯体免遭病原体的侵染。

2.鳞片　软骨鱼类为盾鳞,由外胚层的釉质和中胚层的齿质共同形成,与牙同源;硬骨鱼类为硬鳞、圆鳞和栉鳞,均为中胚层的骨质鳞(图 11-98)。鳞片有保护作用,同时在游泳运动中起辅助作用。

(三)鳔和浮力

鱼体的肌肉、骨骼和其他组织的密度稍大于水。鱼体减少密度的方式有两种:增加体内脂肪含量和形

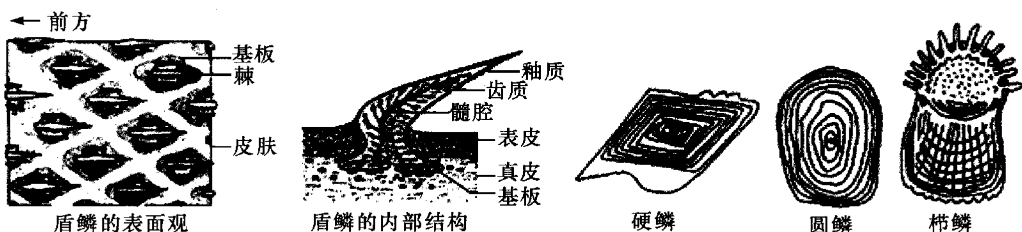


图 11-98　鱼类的鳞片

成鳔的结构。如软骨鱼类有巨大的肝脏，含有大量的密度小于水的鲨烯，但没有鳔。软骨鱼及少数种类的硬骨鱼没有鳔，这是次生现象；大部分硬骨鱼类具有鳔。淡水鱼类鳔的容量达鱼体积的 7%～10%，海鱼稍小。无鳔的鱼长期生活于海底，或像硬骨鱼中的金枪鱼类和马鲛鱼那样能飞快游泳。

鳔来自于内胚层，是鱼体比重的调节器官，与呼吸几乎无关。增减鳔内气体以调节身体的比重，其途径有两种：

(1)有鳔管通入食管背面，鱼以吞咽或吐出空气来调节，即开鳔类。

(2)不具鳔管，为闭鳔类(图 11-99)，依靠鳔的红腺和卵圆区来调节气体容量。红腺能将微血管中的 CO_2 等气体分泌到鳔腔内；鳔上的辐射肌收缩，环状的括约肌舒张，鳔内的气体进入卵圆区而扩散到周围的微血管中。

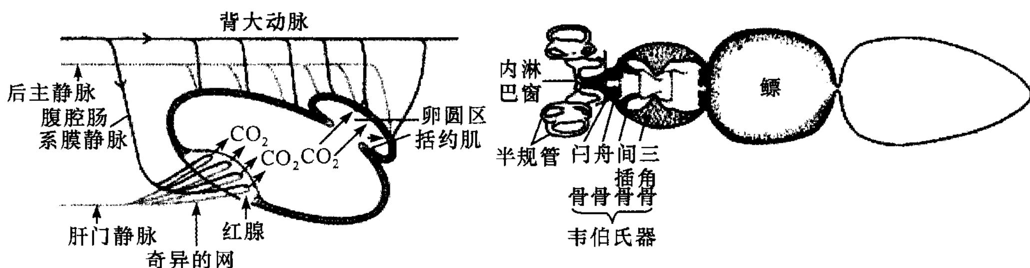


图 11-99　鳔的结构(左)及韦伯氏器(右)

鱼鳔壁的四周分布着许多神经末梢，能感知声波及气体压力、水压的变化，并引起与此相适应的运动。鲤形目鱼类的鳔与内耳之间依靠由几种骨构成的韦伯氏器联系，对高频率、低强度的声波传导具有特殊的功能(图 11-99)。

(四)支持和运动系统

1. 鱼类的骨骼　软骨鱼类全部骨骼为软骨，但有钙盐沉着而变得坚硬；头骨出现了支持上下颌的颌弓；脊柱由双凹型的椎骨组成，分为尾椎和躯干椎，躯干椎连有肋骨；偶鳍由软骨和真皮鳍条支持。雄性软骨鱼的腹鳍内侧骨延伸形成鳍脚，为交配器官。硬骨鱼类的骨骼骨化程度加强，肩带与头骨愈合并加固，腰带不直接与脊柱相连。

2. 肌肉系统　鱼体主要肌肉是躯干部分节的肌节，由水平生骨隔分为轴上肌和轴下肌。轴上肌发达而有力，几乎是整个身体重量的一半。

3. 鱼的运动　主要方式是游泳，借助于连续的肌节收缩与舒张，从头部开始的收缩在身体两侧交替进行，最终通过尾部将收缩力传给水。

(五)取食和消化

绝大多数的鱼类为主动捕食的肉食性动物，其取食和消化器官有以下的特点：

1. 出现上、下颌。

2. 出现真正的牙齿　牙齿由外胚层的釉质和中胚层的齿质以及牙髓腔构成。牙齿是一种皮肤的衍生物，但只有帮助摄食而没有咀嚼的功能。

3. 出现鳃耙　鳃耙是着生在鳃弓内侧的骨质突起，其数目、开关和疏密程度与食性有关，如吃浮游生物的鳃耙细长而稠密，而肉食性鱼类的鳃耙短而疏。

4. 出现食道与胃、肠的分化　这与出现上、下颌，可摄取较大型食物有关。肠分小肠和直肠。肠的长短与食性有关。软骨鱼类肠的末端是泄殖腔，输尿管和生殖管都开口于此腔，以单一的泄殖腔孔开口于体表；还有两栖类、爬行类、鸟类和单孔类哺乳动物都具有泄殖腔和泄殖腔孔。硬骨鱼类则是以肛门和泄殖孔分别与体外相通；泄殖孔是输尿管和生殖管汇合的略为膨大的泄殖窦的体表开口；此外还有圆口类、硬骨鱼类、有胎盘类哺乳动物皆有泄殖窦和泄殖孔。

5. 消化腺较为发达　软骨鱼类有独立的肝脏和胰脏，尤以肝脏发达。除消化功能外，还有调节自身比重的作用。大多数硬骨鱼类的肝脏和胰脏组织混在一起称肝胰脏。

（六）呼　吸

1. 鳃的来源和结构　由外胚层发育而来，与肺（内胚层形成）同功但不同源。

鳃由鳃耙和鳃丝连在鳃弓上共同构成（图11-100）。鱼类一般都有5对鳃弓，前4对鳃弓的内缘着生鳃耙，最后一对特化为咽下骨；鳃弓的外凸面上长有2个并列的薄片状鳃片，各称为半鳃，这2个半鳃合称为全鳃。鳃片有许多鳃丝排列构成，每一条鳃丝的两侧又生出许多突起为鳃小片；鳃小片由两层细胞组成，中间分布着丰富的微血管，是血液与外界水环境交换气体的场所。鳃耙有阻拦食物随水流出鳃裂的作用。

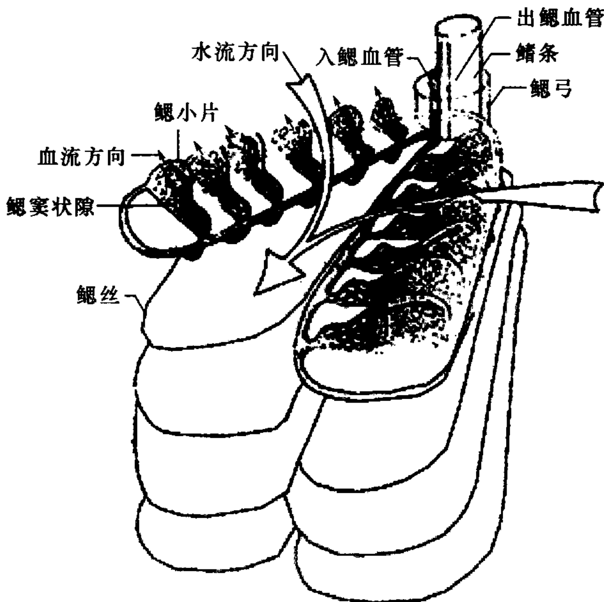


图 11-100　鲇鱼鳃的结构（全鳃包括左、右半鳃）及进行的逆流交换

硬骨鱼类的五对鳃外有鳃盖覆盖，称为内鳃；软骨鱼类没有鳃盖，鳃弓间的鳃裂直接开口于体表，称为外鳃。

2. 呼吸运动和气体交换　硬骨鱼通过鱼的口和鳃盖共同完成呼吸运动，水从口流入，经过鳃裂、鳃丝到鳃腔，而后从鳃孔流出。就在水流经过鳃丝时，在鳃小片处进行着气体交换，并且鳃小片中的血流与外界的水流方向是相反的，即逆流交换，结果使入鳃的静脉血成为出鳃时的动脉血。

（七）渗透压调节与排泄

肾脏是成体鱼的主要排泄器官，同时也有调节体内渗透压的作用。

1. 肾脏的结构特点和排泄　如图11-101，成体鱼的肾脏位于胸腹腔背面的中后部，称为背肾。在结构上，背肾与羊膜动物胚胎时期的中肾很类似，其肾小管仍保留从体腔中收集少量废物的肾口，但主要从肾小球的血液中收集含氮废物排出体外，由输尿管输尿。鱼类的肾脏还对调节体内渗透压起着重要作用。

2. 渗透压调节　参与体内渗透压调节的主要有海生硬骨鱼类的泌氯腺、海生软骨鱼类的肾脏和直肠腺、淡水鱼类的肾脏和鳃上皮吸收细胞等。

（1）海生硬骨鱼类　其血液盐浓度（0.3～0.4g/L）低于周围海水（1g/L），体液水分会大量渗出；因而通过大量吞饮海水以补充体内水分，同时又通过位于鳃上皮的泌氯腺将进入体内的过多盐分和体内产生的氨分泌排出体外，通过肾排出的尿液很浓且量很少。这类鱼的肾中含有的肾小体较淡水鱼类要少得多。

（2）海生软骨鱼类　其血液中积累大量尿素，浓度达2%～2.5%（20～25g/L），使血液渗透压高于周围海水，致使海水不断渗入体内。进入体内的多余水分经肾脏排出，多余盐分经直肠背面的直肠腺排出。

（3）淡水硬骨鱼类　其血液浓度（0.2～0.3g/L）高于周围淡水环境（0.001～0.005g/L），水分通过各种途径进入体内，再以大量的极稀尿液通过肾脏排出，因而肾小体数目极多。同时有些鱼类的鳃上皮具有从水中吸收盐分的细胞，以补偿盐分的丢失。

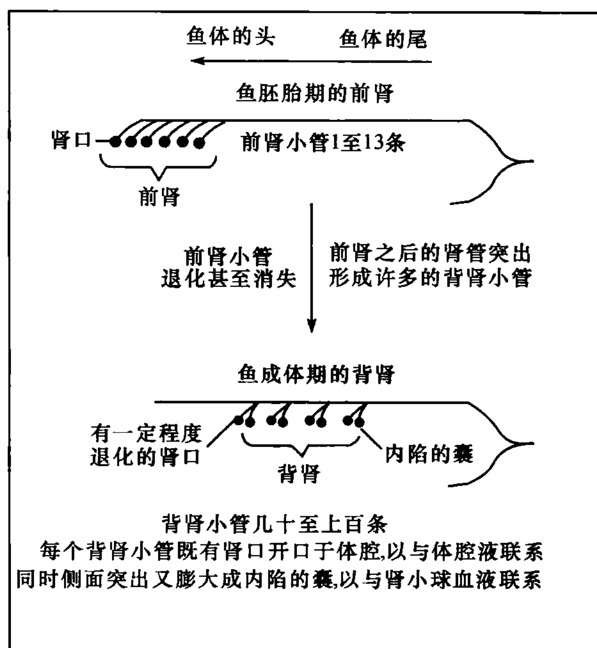


图 11-101 鱼类肾脏的发育及其结构特点

(八)血液循环

鱼类的循环系统包括液体和管道两部分:液体是指血液和淋巴液;管道有心血管和淋巴管。鱼类的循环系统又可分为血液循环系统和淋巴系统。

1. 血液循环系统　鱼类的血液循环系统与圆口纲的基本相同。

(1)心脏　位于鳃弓后下方的围心腔中,以结缔组织的横隔与腹腔分开。心脏小,一般仅占体重的1%,由静脉窦、心房、心室等各1个组成(图 11-102B)。心室的前方有一稍微膨大的动脉圆锥或动脉球。动脉圆锥是软骨鱼类心脏的一部分,能节律性搏动。动脉球由硬骨鱼腹大动脉基部扩大而成,不属于心脏的部分,无搏动能力。在静脉窦与心房之间、心房与心室之间、心室与动脉球之间都有相应的瓣膜,以防止血液倒流。

(2)血液循环　鱼类的血液循环属于单循环(图 11-102A):静脉血从心室压出进入腹大动脉,经两侧4～5对入鳃动脉进入两侧鳃区,进行气体交换成为动脉血后,由出鳃动脉汇合成的背大动脉运送到鱼体的各部器官组织中去,供给氧气和各种必需物质。离开器官组织的静脉血,又带着代谢废物或营养物质(来自于消化道的)经过各级静脉最终回流到静脉窦、心房、心室,开始新的一轮循环。

2. 淋巴系统　淋巴系统由各级淋巴管、淋巴器官和其中流动的淋巴液组成。鱼类的淋巴系统不发达,淋巴管在最后一枚尾椎骨的下方扩大成左、右相连的两个圆形淋巴心,能不停地搏动,把淋巴液推向前行,最后流入后主静脉,回到血液循环中去。鱼类的淋巴液的主要机能是:协助静脉系统带走多余的组织液、清除代谢废物和促进受伤组织的再生等。

(九)神经系统和感觉器官

1. 鱼类的神经系统　由三部分组成:中枢神经系统、外周神经系统和植物性神经系统。

中枢神经系统由脑和脊髓组成,分别被包藏在软骨或硬骨质的脑颅和椎骨的髓弓内。脑由端脑、间脑、中脑、小脑、延脑等五部分组成(图 11-103),结构比较简单,脑的体积也比其他脊椎动物小得多。

端脑由嗅脑和大脑组成,嗅脑2个,分别包括嗅叶和嗅束。大脑分左右两半球,结构较简单和原始,外层是白质,靠近脑室的灰质组成了古脑皮;大脑的主要部分是包埋在白质内的灰质团块——纹状体,只有嗅觉和运动调节的作用。软骨鱼类的大脑比硬骨鱼类发达。

小脑因为鱼类在水中运动活跃而非常发达。间脑底部有一个突出的结构——血管囊,是一个水深度和

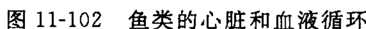


图 11-102　鱼类的心脏和血液循环

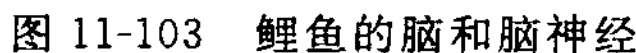


图 11-103　鲤鱼的脑和脑神经

压力的感受器，这是对水生的一种适应，尤其是深海鱼类的血管囊更为发达。

2. 鱼类的感觉器官　主要包括皮肤感受器、侧线感觉器、听觉器官、视觉器官、嗅觉器官和味觉器官等。

(1)侧线系统　侧线系统是低等水生脊椎动物(包括鱼类和水生两栖类)特有的皮肤感觉器官，呈管状或沟状，埋于头骨内和体侧的皮肤下面，侧线管以一系列侧线孔穿过头骨及鳞片，连接成与外界相通的侧线(图 11-104)。侧线系统既能感受机械刺激，如感知水流的方向、速度和压力；又能感受电刺激，从而感知水中动物因肌肉收缩而形成的微弱电场。可见，侧线对于鱼类的聚集、避敌和求偶具有重要的生物学意义。

(2)听觉、平衡觉器官　内耳是听觉兼平衡觉的器官，左右各一个，分别由 3 个半规管、椭圆囊和球状囊组成(图 11-105)；并且，椭圆囊、球囊和半规管的壶腹内分布有感觉细胞。其中，半规管和椭圆囊是鱼体平衡机制的中心；球囊和瓶状囊能感受声波，与听觉形成有关。鲤形目鱼类鳔上的韦伯氏器有很好的传导声波的作用，使鱼体对声音更加敏锐。

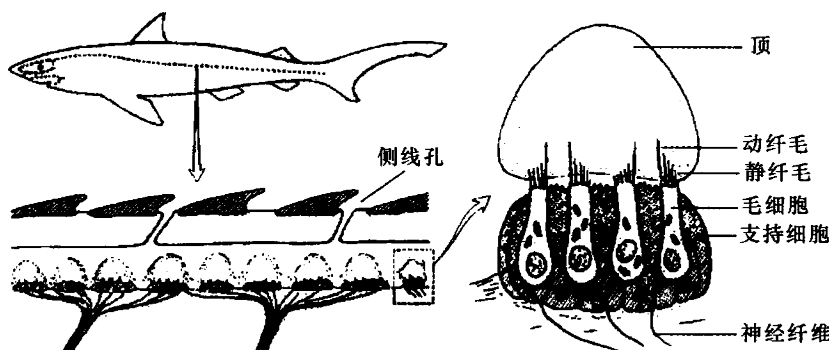


图 11-104　鱼类的侧线感觉器

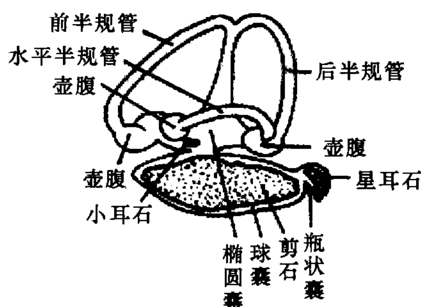


图 11-105　鱼类的内耳

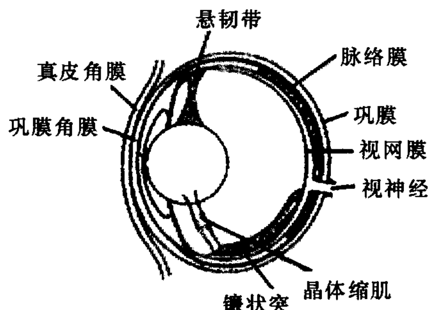


图 11-106　硬骨鱼的眼

(3)嗅觉器官　嗅觉发达，有一对外鼻孔与一对嗅囊相连。鲨鱼的嗅觉尤为发达，可在海水中嗅出稀释到百万分之一浓度的血液。

(4)视觉器官　鱼眼具有脊椎动物眼的基本模式，包括三套膜：巩膜、脉络膜和视网膜；一套折光系统：角膜、房水、晶体和玻璃体(图 11-106)。

鱼眼的角膜平坦，折光系数(1.37)与水的(1.33)相近，无聚光作用。晶状体大而圆，是聚光的主要结构。软骨鱼类的晶状体较靠后，适于远视；硬骨鱼类晶体靠前，适于近视。鱼类由于水生而无眼睑和泪腺。

(十)生　殖

鱼类一般为雌雄异体，并且开始出现生殖管道。硬骨鱼类雌雄各具 1 对生殖腺。

1. 软骨鱼类的生殖　软骨鱼类的雌性卵巢 1 对或左卵巢退化；雄性具 1 对精巢，由吴氏管(即中肾管)输精，并产生 1 对鳍脚作为交配器，行体内受精。

软骨鱼类的受精卵发育有 3 种方式：卵生、卵胎生和假胎生，卵生也分为体内受精和体外受精两种。软骨鱼类对后代有较好的保护，产卵量少而后代成活率较高。

2. 硬骨鱼类的生殖　硬骨鱼类绝大多数为体外受精和发育，雌鱼产卵时雄鱼在一旁同时排精。雌鱼产卵量大，但成活率低，原因是多数硬骨鱼类产卵受精后就各自分离，只有少数鱼类有筑巢习性，并对受精卵和幼鱼有保护作用，甚至将受精卵含在口中、鳃腔中或身体特化的囊袋中进行孵化。但有少数种类的鱼，如花鳉行体内受精，雄鱼臀鳍的前缘形成交接器。

二、鱼类的分类

全球目前有 22000 多种鱼类，分布于世界各个水域，分为软骨鱼纲和硬骨鱼纲。

(一)软骨鱼纲

鼻孔和口腹位；鳃裂直接开口于体表，即外鳃；体被盾鳞；歪型尾。终生软骨；无鳔和“肺”；雄性具鳍脚，体内受精，生殖方式有卵生、卵胎生和假胎生；小肠具螺旋瓣。海生。全球约 800 种，分板鳃亚纲和全头亚纲。如各种鲨鱼和鳐鱼都属于板鳃亚纲。

（二）硬骨鱼纲

鼻孔和口多为端位；鳃裂外有骨质的鳃盖骨保护，即内鳃；体被硬鳞、圆鳞或栉鳞，或退化为无鳞；大多为正型尾。骨骼一般为硬骨；多数有鳔；生殖腺外膜延伸成生殖导管，两者直接相连，大多体外受精，体外发育，少数卵胎生。分三个亚纲：总鳍鱼亚纲、肺鱼亚纲和辐鳍鱼亚纲。

总鳍鱼亚纲是出现于泥盘纪、繁盛于古生代的原始硬骨鱼类，现存一种：矛尾鱼。肺鱼亚纲是硬骨鱼中原始的一类淡水鱼类，分非洲肺鱼、美洲肺鱼和澳洲肺鱼三个属。与总鳍鱼一样，肺鱼具有肌肉质的鳍、鳃、鳔（肺）和内鼻孔，都能用鳔呼吸，尤其是非洲肺鱼和美洲肺鱼还能离开水而生活一段时间。有的学者把总鳍鱼和肺鱼归为一个亚纲，即内鼻孔亚纲或称肉鳍亚纲。

辐鳍鱼亚纲是现代鱼类中种类最多的一个亚纲，占现代鱼类种类总数的90%以上。各鳍均由真皮性的辐射状鳍条支持；体被骨质圆鳞、栉鳞或无鳞；无内鼻孔；无泄殖腔，以肛门和泄殖孔通体外。骨骼的骨化程度高。分硬鳞、全骨和真骨三个总目（也有书按9个总目分类），如中华鲟属于硬鳞总目；大麻哈鱼、鲤鱼、黄鳝、带鱼、大黄鱼等又属于真骨总目。

软骨鱼类出现于3.7亿年前的泥盆纪，其软骨的结构可能是次生性的起源；硬骨鱼类出现于3.95亿年前的志留纪晚期或泥盆纪早期。软骨鱼类和硬骨鱼类分别起源于不同的祖先，相互间没有直接的演化关系。

第十五节　两栖纲

一、从水生到陆生的转变

两栖纲是由水生向陆生转变的过渡动物，是一类在个体发育过程中，经历幼体水生到成体水陆兼栖生活的变温动物，但也有少数种类终生水生，那是登陆后重新返回水域的次生性现象。由于水陆两地的条件有很大的差别，因而在陆地上生活必须进化出相应的适应结构。

1.水环境和干燥的陆地　陆生动物面临的一个问题是如何保持体内水分。保水结构要改变。

2.氧气密度的改变　水中含氧量为3～9mL/L，空气中含氧量为210mL/L。呼吸器官的结构要彻底改变。

3.浮力的改变　水的密度比空气的密度大上千倍，因而在水中生活的动物会得到接近于体重的水的浮力的托起，便于运动。陆地生活的动物，其四肢要进化成具有承担支持身体和运动的能力。

4.温差变化的不同　水环境温差很小，一般不超过25℃～30℃；但陆地的温差昼夜之间、四季之间都很大。陆生动物在行为和生理上都必须作出适应。

5.声波、光波介质的不同，陆地地形复杂多样　要求陆生动物具有更为发达的运动系统、神经系统和感觉器官。

总之，水陆环境的巨大差异使登陆的动物在呼吸系统、支持和运动系统、神经系统、感觉器官以及相应的其他系统必须得到深刻的改造。两栖动物虽然能适应多种生活环境，但是其适应力远不如更高等的其他陆生脊椎动物，既不能适应海洋的生活环境，也不能生活在极端干旱的环境中，在寒冷和酷热的季节则需要冬眠或者夏蛰。

二、两栖类对陆地环境的初步适应

（一）裸露但有轻微角质化的皮肤

皮肤由表皮和真皮构成，鳞已退化。开始在胸部、背部等处出现皮肤肌，但不发达。

1.表皮　表皮分角质层和生发层2层。还衍生出大量的多细胞腺体和色素细胞。

角质层由1～2层有轻微角质化的、有核的活细胞构成，轻微角质化的角质层仅在一定程度上有防止体内水分散失的作用，因而两栖类只能生活在潮湿的环境中。蟾蜍例外，它的表皮角质化程度较高，比较耐旱。

多细胞腺体有黏液腺和毒腺两类。黏液腺分泌黏液，使皮肤表面保持湿润，有助于皮肤保护和皮肤呼吸的作用。蟾蜍的大毒腺叫耳后腺。

色素细胞成层分布于表皮和真皮中，含有色素颗粒，色素颗粒的集中或分散，使体色变浅或变深（图

11-107)。色素细胞有黑色素细胞、红色素细胞、黄色素细胞。体色的改变受光、温及体内内分泌腺影响。

2.真皮　真皮较厚而致密,分布有大量的黏液腺、神经末梢、血管及色素细胞,表现出陆生动物真皮的特征。真皮与肌肉组织之间分布有大量的淋巴间隙和毛细血管,便于皮肤呼吸。

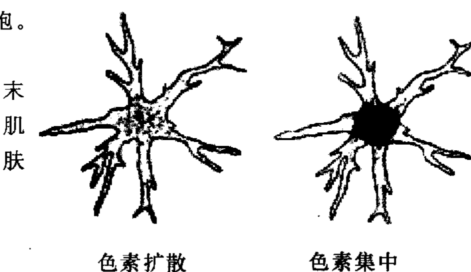


图 11-107　两栖动物皮肤的色素细胞

(二)不完善的肺呼吸和呼吸的多样化

1.成体的呼吸　主要是肺呼吸,皮肤辅助呼吸。

(1)口腔黏膜和肺呼吸　肺是两栖类的呼吸器官,位于胸腹腔内,仅有1对薄壁的囊,囊内壁呈现蜂窝状,以增加与气体交换的面积,但面积仍不大;肺囊壁具有丰富的毛细血管。

呼吸运动的方式是咽式呼吸,主要依靠口腔底部的颤动升降来完成(图 11-108),可通过口腔黏膜(富含毛细血管)和肺进行气体交换。在一般情况下,外鼻孔的瓣膜张开,喉门紧闭,口底下降,空气经内鼻孔到达口内;接着,口底抬升,将空气循原路由鼻孔呼出,此时因喉门始终紧闭而空气不能进入肺内,只能由口腔黏膜执行气体交换机能。经过口底多次升降颤动后,外鼻孔关闭,口底上举,喉门开启,迫使吸入的空气从口腔进入肺内完成气体交换;呼气是靠口底下降,腹壁肌肉收缩和肺本身的弹性复原来完成的。

与肺呼吸相适应的是内鼻孔的出现,但还没有呼吸道,故口咽腔是空气和食物的共同通道。蛙在喉头气管室中具有声带,这也是陆生脊椎动物的特征之一;雄蛙还有一对声囊(图 11-109),可发出洪亮的叫声。

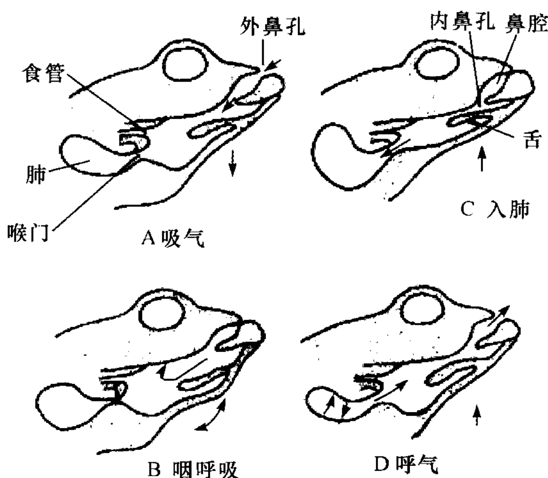


图 11-108　蛙蟾类的呼吸运动



图 11-109　几种蛙的声囊

(2)皮肤呼吸　皮肤呼吸是成体的辅助呼吸;然而在冬眠时,却几乎成了唯一的呼吸方式。皮肤保持湿润、皮肤下血管丰富是皮肤呼吸的必要条件。

2.幼体的呼吸　用鳃呼吸,有一些成体也用鳃呼吸。在幼体发育过程中,早期有外鳃,后被皮肤褶形成的鳃盖所遮掩并逐渐消失,蛙蟾类另以新产生的4对内鳃作为呼吸器官。变态登陆后,内鳃消失,再由咽部腹侧长出一对肺。有些种类的幼体内鳃和外鳃同在。

(三)不完全的双循环的出现

成体心脏有一心室二心房(图 11-110),静脉窦和动脉圆锥仍存在;因而开始出现了不完全的双循环,即体循环和肺循环(图 11-111)。这种循环较鱼快,但由于流往肺和全身的是相同的混合血液,这样无论是皮肤、口腔黏膜、肺部还是全身,气体交换的效率都较差,新陈代谢率较低;所以这类动物是变温的,在行为上有夏眠或冬眠。淋巴系统包括淋巴管和淋巴心等,几乎遍布全身皮下组织。

(四)支持和运动系统已基本具备陆生动物的模式

1.脊柱的分化　首次出现了颈椎和荐椎(图 11-112),这是陆生动物的重要特征。因而两栖类的脊柱分

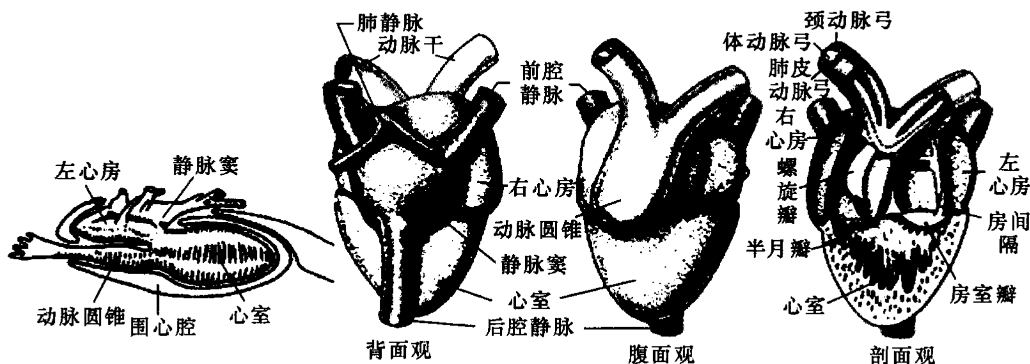


图 11-110　蛙心脏的结构

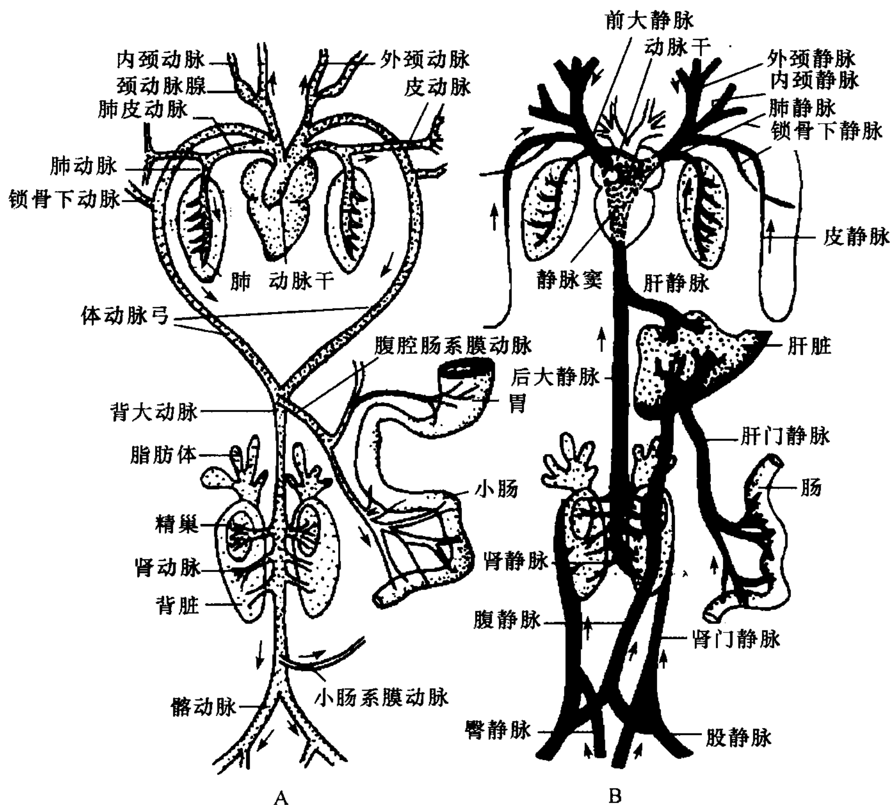


图 11-111　蛙的循环(A. 动脉系统　B. 静脉系统)

为颈椎(1 块)、躯干椎、荐椎(1 块)和尾椎四个部分。尾椎间愈合成一块尾杆骨。

由于上陆后的重力作用及运动，其身体的支持和运动系统发生深刻演变，脊柱向四肢传递体重而进一步分化，首次出现了一块荐椎，通过与腰带的关节把体重传给后肢；同时，由于陆地环境的复杂化而向头部灵活转动的方向演化，而首次出现了一块颈椎，因这块颈椎形状似环，故称寰椎。

与真正的陆栖脊椎动物相比，两栖类的颈椎和荐椎各只有一块，所以在头部运动的灵活程度及支持后肢的力度方面还处于不完善的初级阶段。

2. 带骨和肢骨

(1)带骨　带骨有肩带和腰带两种。蛙蟾类的肩带由肩胛骨、乌喙骨、上乌喙骨和锁骨等构成，并在胸部正中出现了胸骨，但与躯干椎的横突或肋骨互不连接。腰带的髂骨、坐骨和耻骨构成骨盆。

两栖动物的肩带不附着于头骨，腰带借助于荐椎与脊柱联结，这是四足动物与鱼类的重要区别。肩带

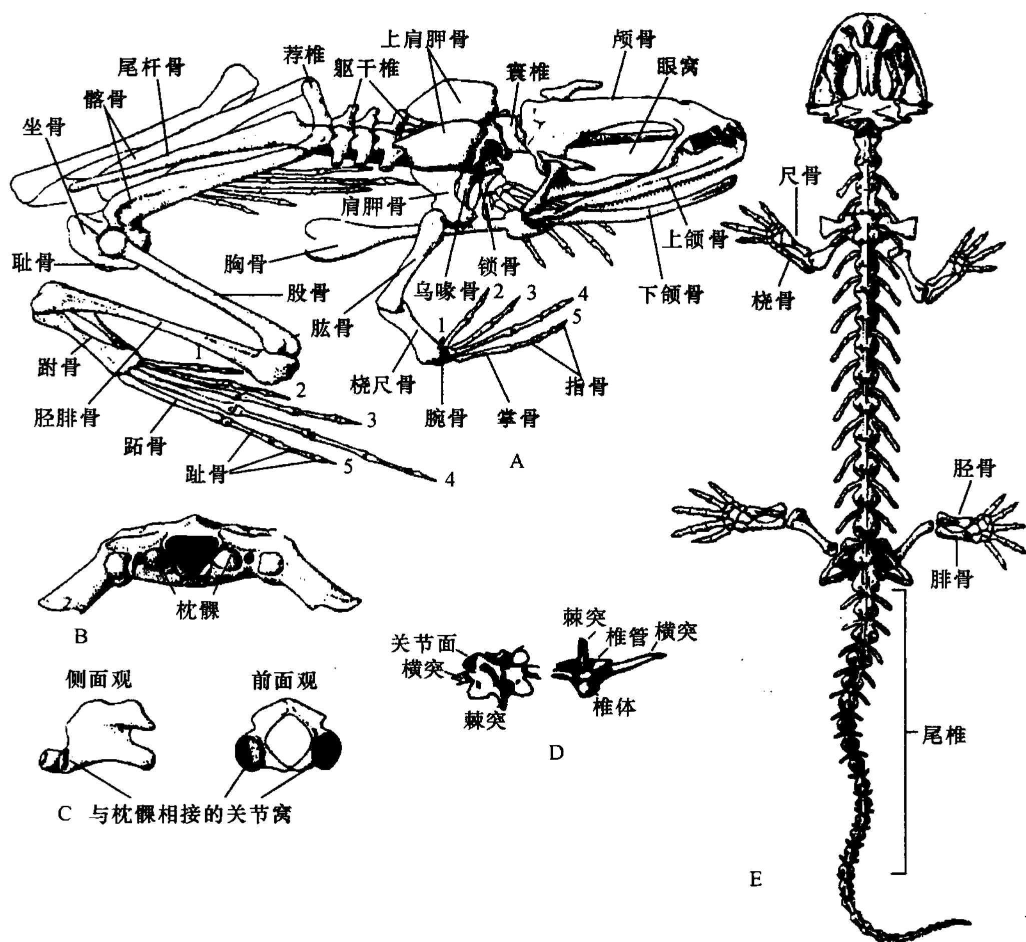


图 11-112　两栖类的骨骼系统

A. 蛙　B. 蛙头骨后面观　C. 寰椎　D. 躯椎前面观　E. 蝾螈

脱离了与头骨的连接后，不但可以增进头部的活动性，并且也极大地扩展了前肢的活动范围。

(2)出现了典型的五指(趾)型四肢　一个典型脊椎动物的前(或后)肢包括上臂(或股)、前臂(或胫)、腕(或跗)、掌(或跖)和指(或趾)等五部分；相应的前(或后)肢骨包括肱骨(或股骨)、桡骨(或胫骨)、尺骨(或腓骨)、腕骨(或跗骨)、掌骨(或跖骨)和指骨(或趾骨)。

登陆后，五指型四肢能承受体重和使身体在地面上运动。但四肢位于躯干侧面，不能抬高身体，因而运动速度极为有限。

3. 头骨已脱离了肩带的束缚，有了灵活运动的可能

4. 肌肉开始分化

(1)肌肉保留原始分节现象　无足目和有尾目的躯干肌，无尾目的腹直肌仍保留分节。

(2)轴肌的比例发生变化　因水平生骨隔位置上移，轴上肌比例减少，腹部的肌肉即轴下肌增加，以在陆地上更有效地保护和支持内脏。

(3)附肢肌变得强大而复杂。

(五)消化系统的分化较鱼类复杂

消化系统包括消化道和消化腺。

1. 消化道　消化道包括：口、口咽腔、食道、小肠、大肠、泄殖腔和泄殖腔孔。

口腔内有牙齿、肌肉质的舌和口腔腺，此外还有内鼻孔、耳咽管孔、喉门和食道等开口，分别与外界、中

耳、呼吸道、消化管相通。牙齿与鱼类相同，为同型、多出齿，无咀嚼功能，可防止被捕虫子外逃；舌根长在口腔外侧，舌尖游离而有深浅不同的分叉，伸进咽喉部，能迅速翻出口外，黏捕正运动的虫子(图 11-113)；口腔腺分泌不含消化酶的黏液，有湿润口腔和食物的作用。

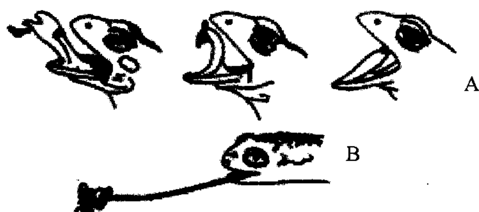


图 11-113 蛙的捕食(A)和洞螈的捕食(B)

小肠是消化食物和吸收营养的主要场所。蝌蚪植食性，肠的总长可达体长的 9 倍；成体主要以昆虫为食，肠总长仅有体长的 2 倍。

2. 消化腺 消化腺有独立的肝脏和胰腺。肝脏分泌胆汁，胰腺分泌胰液，两液进入十二指肠，帮助消化食物。胰腺中有内分泌细胞。

(六)排泄器官对陆地适应的不完善

成体有一对背肾(胚胎期为全肾)，是两栖动物的排泄器官，排尿管道有兼输精的作用，并具有由泄殖腔壁突出形成的泄殖腔膀胱(图 11-114)。在水中生活时，由于皮肤裸露，大量水渗入体内；肾脏中的肾小球具有很强的泌尿功能，可排出体内多余的水分。

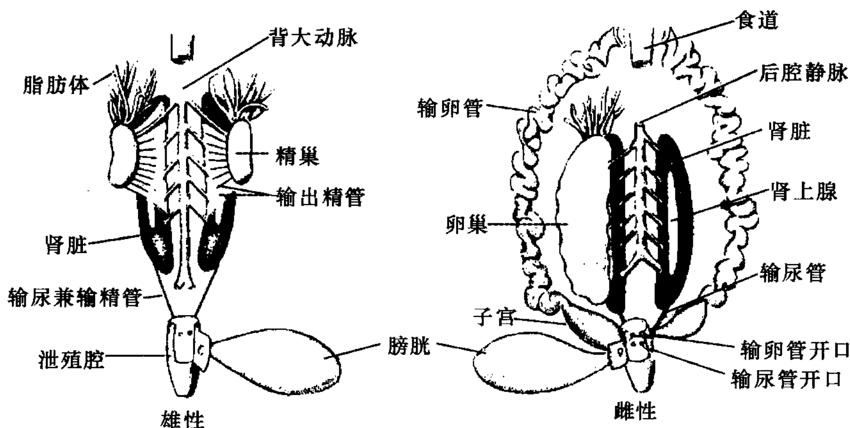


图 11-114 蛙的泄殖系统

在陆上生活时，由于皮肤裸露，体内大量水分易于从体表散失；同时又由于肾小管中相当于亨氏袢的一段较短，重吸收水分的功能不强；泄殖腔膀胱虽有一定的重吸收的功能，但还是保水能力不够，因此两栖类虽然上陆但不能长时间离开水源。

(七)神经系统仍处于与鱼类相似的较低水平

脑的 5 个部分分化不高，仍处于同一平面上，位于大脑内部的灰质开始外移，出现了原脑皮，但大脑的主要作用仍是嗅觉的作用；中脑仍是神经系统的最高中枢，也是视觉中枢。已具备发育较为完备的植物性神经系统，但仍以交感神经为主。

(八)感觉器官的演变

1. 听觉 除内耳外，还出现了中耳。中耳包括鼓室、鼓膜和耳柱骨。内耳出现了真正感音的部位——瓶状囊。鼓膜位于皮肤表面(图 11-115)，没有任何保护。

2. 视觉 眼球的结构适于远视，具有泪腺，下眼睑可活动。

3. 嗅觉 出现了陆生四足类的两个特化结构：(1)内鼻孔，使鼻腔兼有嗅觉和呼吸的双重功能。(2)犁鼻器，为一对盲囊，内表面有感觉上皮和嗅黏膜，能感知进入口腔的空气或物体的化学性质。

4. 侧线 水生的幼体均有侧线，变态后视生境而定。如终生水生的中国大鲵成体仍保留神经丘，蛙的成体侧线消失。

(九)离不开水环境的生殖方式

雄性的输尿管兼生殖管道，雌性有不与卵巢相连的输卵管，但精子和卵细胞都通过泄殖腔孔排出体外。

雌雄个体抱对可刺激雌体排卵并提高受精率；精卵细胞一般在体外水中完成受精作用，受精卵在体外进行变态发育。少数种类如无足目和少部分有尾类体内受精，雄性泄殖腔突出作为交接器可将精子送入雌体内；一些有尾类的雄性以精包的形式排出精子，雌性的泄殖腔再将精包纳入体内完成受精。

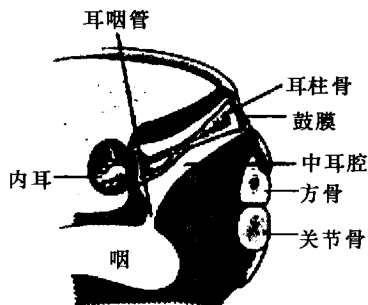


图 11-115 蛙耳

蝌蚪无四肢、鳃呼吸、单循环，成体有四肢、肺呼吸、不完全双循环。

综上所述，两栖纲的主要特征是：变温。幼体以鳃呼吸，成体以肺呼吸，并辅以皮肤呼吸。皮肤裸露，出现轻微角质。具典型的陆生脊椎动物的五指（趾）型四肢，脊柱出现了颈椎和荐椎的分化。心脏的心房出现分隔，血液循环为不完全双循环。出现中耳和在空气中传导声波的耳柱骨，具有犁鼻器。原脑皮。体外受精，体外发育，幼体经变态转为成体。

三、两栖纲的分类

全世界现存的两栖类动物约 4300 种，分为三目，无足目、有尾目和无尾目（图 11-116）。



图 11-116 两栖类的主要类群

A. 有尾类 B. 无尾类 C. 无足类

（一）无足目

又称蚓螈目或裸蛇目。早期无足类具四肢，但在穴居适应中失去，在两栖类中处于最原始的地位。其原始性有：真皮内仍存在退化的骨质鳞、无荐椎、无胸骨及房间隔不完全等。无四肢，眼退化适应穴居生活。本目约有 160 种，我国仅有一种，即版纳鱼螈。

（二）有尾目

多数种类终生水生。具有长度大约相等、与躯干成直角的四肢，长尾，侧线；腰带与脊柱的连接部位不固定，心房间隔具穿孔而不完整，皮肤呼吸占有重要地位，一些甚至缺少肺和鳃。多为体外受精，少数体内受精种类的雌性将雄性排出体外的精包纳入体内以完成受精。

本目约有 380 种，主要分布于北半球，我国特有的中国大鲵是世界上现在最大的两栖动物，终生水生。

（三）无尾目

本目是两栖类中最高等、种类最多、分布最广的一目。无尾，体型宽短，四肢发达，尤其是后肢，适于跳跃，后趾间具蹼也适于水中游泳。成体对陆地生活有较好的适应：皮肤分布大量黏液腺，具可活动的上下眼睑和瞬膜，肺呼吸，无外鳃和鳃裂。具胸骨但无肋骨。其中的蟾蜍类皮肤角质化程度更高，能在较干燥的环境生活。体外受精，幼体为蝌蚪，鳃呼吸，经明显的变态转变为肺呼吸的成体。

本目全世界约 3800 种，遍布热带、亚热带地区，极少数种类在北极圈内。代表动物如黑斑蛙，大蟾蜍。

四、进化特征和地位

两栖类是具有内鼻孔和肉状鳍的总鳍鱼类的后代。在晚泥盆纪时期，气候潮湿温暖，大量植物生长，水中的落叶和残枝增多并不断地腐烂，致使水中缺少氧气。生活在淡水中的鱼类面临缺氧和干旱，促使具有

内鼻孔和肉质偶鳍的古总鳍鱼类上岸寻找新的有利环境，经过长期在不同水塘之间的爬行，鳃演变成肺，偶鳍演变成四足，最终演变出最早期的两栖动物。

进化特征：各大系统基本具备了陆生脊椎动物的结构模式，如具有内鼻孔、两心房、颈椎、荐椎、胸骨、发达的轴下肌、中耳、泪腺和眼皮等。

进化地位：是从水生向陆生过渡的一个类群，由硬骨鱼类中的古总鳍鱼类进化而来。

第十六节　爬行纲

一、爬行类对陆地环境的真正适应

（一）羊膜卵的出现

爬行动物是真正陆生的变温、羊膜动物。羊膜卵（图 11-117）是早期爬行类适应陆地干燥环境的一个必要条件，其特点是在胚胎发育过程中，发生三层胚膜包围并保护胚胎：外层称绒毛膜，内层称羊膜，另有尿囊膜。它们不再被产于水中，能利用空气中的氧气供应胚胎发育。羊膜卵外包一层保护性的卵壳，或柔韧如皮革、或为坚硬的石灰质壳，以防止卵内水分蒸发，避免机械的或细菌的伤害。卵壳表面有许多小孔，通气性能良好，保证胚胎发育期间的气体交换。

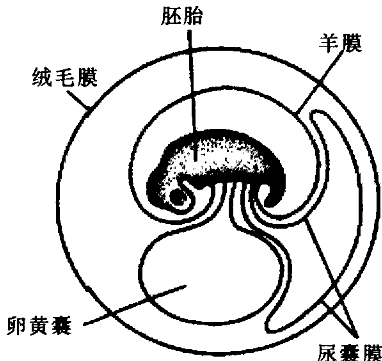


图 11-117　羊膜卵的结构

羊膜卵内有大的卵黄囊，储有卵黄以保证胚胎发育的营养需求。在原肠期后产生了绒毛膜和羊膜，羊膜与胚胎之间的羊膜腔有羊水，为胚胎发育提供了一个发育所需要的水环境。

胚胎后肠突出形成尿囊，用于收集胚胎产生的废物——尿酸，尿囊膜富有毛细血管，有“肺”的作用。

绒毛膜、羊膜、尿囊膜和卵黄囊膜统称为胎膜。

（二）覆以角质鳞的干燥皮肤

皮肤干燥，由表皮和真皮组成，皮肤腺不发达。皮肤肌有所增加，蛇用皮肤肌活动角质鳞使身体运动。

1. 表皮　表皮高度角质化，在表面产生角质鳞片（与鱼类真皮产生的骨质鳞不同）以防止水分蒸发。由于角质鳞片不能生长，所以爬行类有特别明显的蜕皮（蜕去角质鳞）现象。

2. 真皮　真皮由致密结缔组织构成，内含丰富的色素细胞。许多蜥蜴的色素细胞在植物性神经或脑垂体等内分泌腺的调节下，控制其扩展和收缩，从而引起体色变化，如避役有“变色龙”之称。龟、鳖的骨质壳和鳄背的骨质板，均由真皮形成。爬行类的指、趾端具爪。

（三）骨骼支持和肌肉系统

1. 四肢骨结构和运动特点　典型的五指（趾）型四肢。四肢骨与中轴骨呈横向直角关系，因而只能以腹部贴地爬行作为主要的运动方式。

2. 头骨特点　颞窝的存在和次生腭的出现。

(1)颞窝　颞窝是颞部向内凹陷所形成的孔洞。颞窝的存在有助于咀嚼肌的附着，使咀嚼更有力。颞窝有三种类型（图 11-118）。

无颞窝类：现代龟鳖类头骨属于无颞窝，不存在颞窝，但有些种类出现次生性孔洞。

合颞窝类：头骨每侧有 1 个颞窝，古代兽齿类和由此演化出的哺乳类属于此类。

双颞窝类：头骨每侧有 2 个颞窝，大多数古代爬行类、大多数现代爬行类（蜥蜴、蛇、鳄）和鸟类属于此类。

(2)次生腭　次生腭（图 11-119）的出现使内鼻孔位置后移，因而口腔与鼻腔完全分开，大大提高了呼吸和摄食的效率。

3. 脊椎进一步分化　脊椎分化为颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎。其中，出现了 2 枚荐椎，使后肢承受体

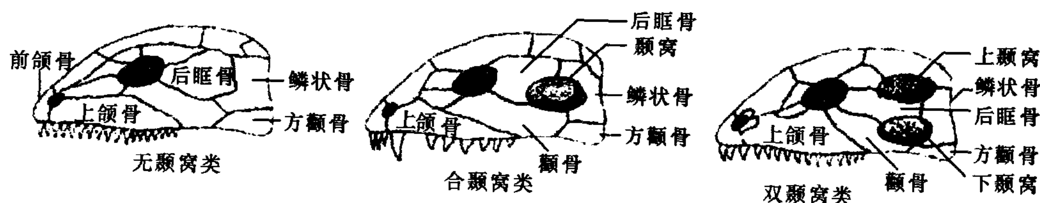


图 11-118 颞窝类型



图 11-119 初生腭与次生腭的比较

重的机能得到加强；第一、第二颈椎分别特化为寰椎和枢椎，使头转动更加灵活。

4. 首次出现胸廓 胸廓由胸椎、肋骨、胸骨围成，除保护内脏外，增强了肺呼吸的机械装备，这与陆生脊椎动物肺的发达相呼应。

5. 肌肉系统 肋间肌的出现，能进行呼吸运动；皮肤肌的出现，可牵拉鳞片辅助爬行。

（四）消化道进一步复杂化

消化道和呼吸道分开，小肠与大肠之间首次开始出现了盲肠，并以泄殖腔孔开口于体外。

（五）肺呼吸进一步完善

成体的呼吸功能由肺来完成。肺内有许多分隔，次生腭和胸廓的出现，大大提高了肺呼吸的效率；声带较为简单，除少数种类外，爬行动物一般不发声。

（六）血液循环仍为不完全双循环

心脏的心室具有不完全的隔膜（鳄类左、右心室完全分开），流出心脏的动、静脉血混合程度较少，从而比两栖类和鱼类的肺循环和体循环中的气体交换效率更高，但氧气供应还不很充分，所以新陈代谢的水平仍然较低，加上体温调节功能不完善，仍是变温动物。鳄类的心室几乎被隔开，动脉血与静脉血几乎没有混合，提高了全身气体交换的效率。

（七）具有羊膜动物式的排泄器官——肾脏

羊膜动物成体的肾脏是后肾，完全失去与体腔的联系，只通过血管从血液中收集废物，提高了排泄效率。由于缺少亨氏袢，其排泄物是尿酸。海生种类还具有盐腺（又称鼻腺）。

（八）体内受精、产羊膜卵

除极个别种类外，其余的爬行类动物雄性都有 1 或 2 个交接器，以实现体内受精。大多种类卵生，将卵产于温暖潮湿、阳光充足的地方；或有营巢习性，如鳄类；或将卵产在预先挖掘好的土坑中并以土掩埋，以外源热量使卵孵化。少数种类为卵胎生，如多数毒蛇和一些蜥蜴类。

（九）神经系统和感觉器官

1. 神经系统 大脑开始出现新皮质，由于纹状体增大而使大脑体积增大，但中脑视叶仍为高级中枢。

2. 感觉器官

（1）视觉 眼球的结构更为完善：出现泪腺、能动的上下眼睑和瞬膜。蛇和一些蜥蜴的上、下眼睑在眼球前愈合并透明。眼球结构属于远视。有些爬行动物具有发达的第三只眼，即顶眼，具角膜、晶状体和视网膜，但仅能感光，与动物感觉强度、时间，调节体温和生物节律有关。

（2）听觉 与两栖类相似，耳主要由中耳和内耳组成。鼓膜下陷形成外耳道，适应干旱的环境。中耳只有一块耳柱骨。真正感受听觉的瓶状囊更为发达。

蛇类的鼓膜和中耳腔均退化，仅保留耳柱骨，紧接头骨腹面的颌关节，通过地面的头骨监测地面传来的振动而产生听觉。

(3)嗅觉　化学感受器——犁鼻器发达(但龟鳖类和鳄类退化)(图 11-120)。蛇的舌能快速地吞吐，以收集空气中微小的化学颗粒，在缩回口腔时插入犁鼻器内进行识别，产生嗅觉。

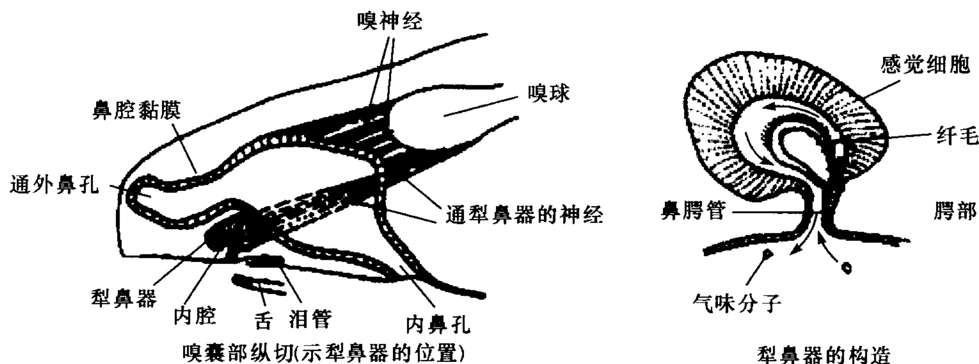


图 11-120　爬行动物(蜥蜴)的犁鼻器

(4)红外线感受器　颊窝和唇窝。蝰科的蝮亚科蛇类的颊窝能感受数尺外的 0.001℃ 的变化，有助于觅食小型温血动物。蟒科蛇类唇部的唇窝与颊窝的结构和功能类似。

综上所述，爬行纲的主要特征是：体表被以角质鳞，皮肤缺少皮肤腺。具典型五指(趾)型四肢，指、趾端具爪。头骨有颞窝形成，出现完整的次生腭。荐椎和颈椎数目增多，胸廓出现。完全以肺呼吸，血液仍为不完全的双循环，但心室已出现不完全分隔。大脑开始出现新脑皮。鼓膜下陷形成外耳道。废物以尿酸为主。体内受精，产具有钙质或革质壳包裹的羊膜卵(发育中出现三种胚膜，即羊膜、绒毛膜、尿囊)。仍为变温动物。

二、爬行纲的分类

现代爬行动物有 6300 多种，分为四个目，即喙头目、龟鳖目、有鳞目和鳄目(图 11-121)。其中最长的种类是网斑蟒，体长达 10m；而最小的要算华美球趾虎，体长仅 34mm；最古老的种类则是喙头蜥，有活化石之称。

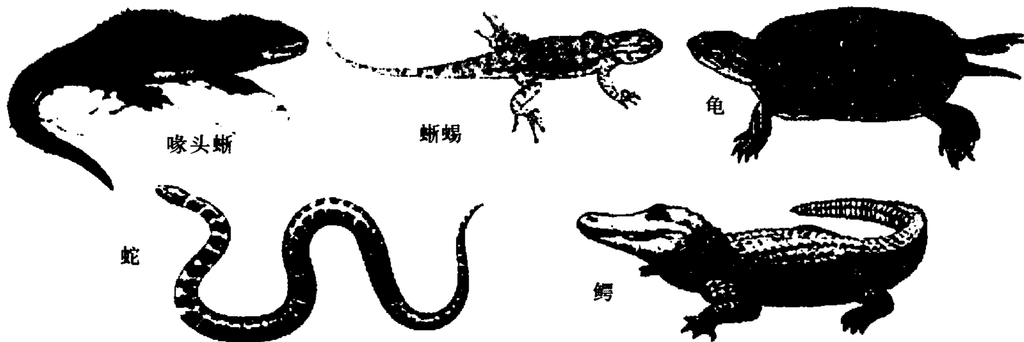


图 11-121　各种爬行动物

(一)喙头目

现存爬行类中最古老的类群，仅留一种，即喙头蜥(或楔齿蜥)。双颞窝类，具有位于头骨中部的顶眼，寿命达 300 年之久。

(二)龟鳖目

有由真皮衍生的骨质板形成的背甲和腹甲，并与脊椎骨和肋骨相愈合；胸廓不能活动，颈椎和尾椎是游离的；无齿，靠颌鞘取食。生活在热带和亚热带的陆地、淡水和海水中；水生种类上岸产卵，产于沙坑中。包

括各种龟和鳖。

（三）有鳞目

双颞窝，体被角质鳞片，能适应干旱贫瘠的环境。约有 6000 种，分蜥蜴亚目和蛇亚目。

1. 蜥蜴亚目　一般具有发达的四肢，趾指端具爪，有长尾，具有能活动的眼睑和外耳，少数种类四肢退化。颞上窝保留，颞下窝失去。约 3000 种，成功地生活在多样的陆地生境中，运动方式有行走（如巨蜥）、滑翔（斑飞蜥）、奔跑（石龙子）、攀缘（壁虎）、游泳（海鬣蜥）和穴居生活（蠕蜥）等。许多种类的尾能自断，作为一种避敌的方式，断后的尾还能再生，但不能和原来等长。

大壁虎，体长达 35cm 以上，指趾端的足垫上有大量微小刚毛，可吸附在任何平面上。

2. 蛇亚目　身体细长，四肢、胸骨、肩带均退化，以腹部贴地爬行。围颞窝的骨片全部失去而不存在颞窝。脊椎骨数目多，可达 500 多块，犁鼻器发达。全世界约有 3000 种。

除躯干肌外，蛇的皮肤肌发达，从肋骨连至皮肤，并牵引腹部鳞片辅助爬行。蛇的运动方式主要是侧面波浪运动，将体侧的力量施加在不规则的坚硬的地表，使身体沿 S 形路线前行；或直线爬行，以身体腹面的 2～3 个腹鳞与地面接触以支撑体重，其他部位游离于地面，以皮肤肌收缩并牵引大的腹鳞向前直线运动，这种运动方式缓慢，但在悄悄靠近捕获物时是很有效的；或腹形运动，使蛇可在狭窄通道内爬行，身体的一部分弯曲抵靠窄通道的壁，前面直的部位向前运动；或侧向行进。

蛇头骨的结构很特化。左右下颌骨不愈合，以韧带松弛连接，一些骨块彼此形成能动关节，使口可以开得很大，可达 130°角，以吞食比它的头大好几倍的食物。头骨的这种结构对地面微弱振动也极为敏感。

全世界的蛇类中有 650 多种毒蛇。蛇类牙齿发达，生长在上、下颌骨、腭骨及翼骨上，为端生齿。而毒蛇的上颌骨上生有大型管状或沟状毒牙的基部有导管与毒腺相连，在蛇咬住动物时毒腺外围肌肉收缩使毒液排出，沿导管进入毒牙的管或沟而流入动物体内。

（四）鳄　目

为双颞窝类，是最高等的爬行动物。体被角质鳞片，背部鳞片下有骨质板；具有完整的次生腭；心室几乎完全分隔；胸、腹腔完全分开；具槽生齿，并有分化；小脑发达。我国特有的一级保护动物——扬子鳄，产于长江中下游。

三、爬行类的进化特征和地位

进化特征：产生了与陆栖生活真正适应的相应结构。

进化地位：起源于古代石炭纪末期类似于两栖的、四足类的一个类群的动物，并由此产生出恒温的鸟类和哺乳类两大类动物。

爬行类在古生代末期的三大分支：无颞类、合颞类、双颞类，分别进化成现在的：

无颞类→龟鳖类；合颞类→哺乳类；双颞类→其他的爬行动物和鸟类。

第十七节　鸟　纲

一、适应飞翔的特征

鸟类是翱翔天空的恒温脊椎动物，对飞翔的适应性进化主要表现在两个方面：减轻体重和加强飞翔的力量。

（一）体被羽毛

羽毛是识别鸟类的最明确无误的特征。在保温和飞翔中起重要作用。

鸟类皮肤的特点是薄、松且缺乏皮肤腺。皮肤外面具有由表皮所衍生的角质物，如羽毛、角质喙、爪和鳞片等。鸟类唯有的皮肤腺就是尾脂腺，分泌油质，尤以水禽的尾脂腺更为发达。但也有的种类如鸸鸵、鹦鹉等没有尾脂腺。

1. 羽的来源和营养　羽是表皮角质化的产物，与爬行类的角质鳞同源，但羽根沉入真皮中而得到营养。

2.羽的结构　如图11-122A、B所示，埋在皮肤内的是羽根，羽根之上是羽轴，羽轴上着生有羽枝，羽枝的两侧又生有带钩或带槽的羽小枝，由羽小枝可形成羽片。

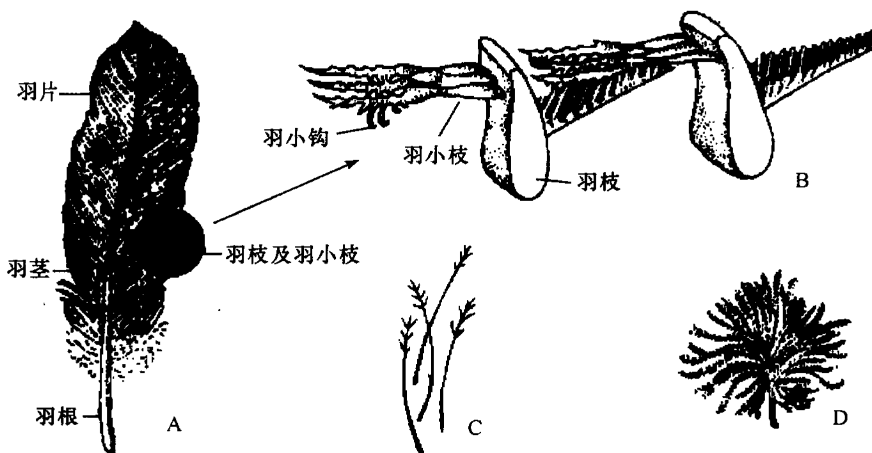


图11-122　正羽(A、B)、纤羽(C)及绒羽(D)

3.羽的类型(图11-122)

(1)正羽　分布于体表，起保护作用；着生于翼上的正羽为飞羽，对飞翔起决定性的作用；着生于尾部上的正羽称为尾羽。

(2)绒羽　位于正羽的下方，羽小枝无钩而蓬松柔软，羽轴纤细，主要有保温的作用。

(3)毛羽　又称纤羽，杂生在正羽与绒羽之中，呈毛状，在一根细羽干上有一束短羽枝。拔掉正羽和绒羽之后可见到毛羽。毛羽的基本功能是触觉，胸部的毛羽有感觉空气中气流的作用。

4.羽的颜色

(1)羽色的成因　有色素沉积和结构色两个原因。色素沉积就是在羽毛发生过程中色素细胞侵人并注人色素颗粒而产生颜色，如黑色素、胡萝卜素和卟啉等色素的沉积作用。结构色是由色素细胞上方的无色而凹凸不平的蜡质层和色素间无色而多角形的折光细胞引起的，并随着观察角度的不同而有色彩的变化。

(2)羽色的作用　伪装、交配、种间识别、求偶、警告等作用。

5.换羽　有规律，相当于爬行动物的蜕皮。大多数鸟类进行逐步换羽，这样不影响飞行；一般每年在春季和秋季换羽2次。许多大型水鸟如鸭、雁在几周之内就可换去全部的羽毛。

6.羽毛的保护　用喙整理羽毛，以使钩槽相脱的羽小枝重新成为完整的羽片，同时以喙挤压尾脂腺并利用油脂涂抹羽毛。

(二)骨骼和运动系统(图11-123)

1.轻而坚固的骨骼

(1)多为气质骨　轻、细、固、中空并充以空气，有的骨腔内有骨质小梁以提高骨的抗弯曲力。

(2)中轴骨多处愈合形成坚固的支架

① 头骨　骨片愈合并形成完整的、大的颅腔和大的眼窝，薄、轻而坚固。上下颌骨极度前伸，构成鸟喙，是鸟类的取食器官，为鸟类所特有。现代鸟类无牙齿，咀嚼肌不发达。

② 脊柱　脊柱由颈椎、胸椎、腰椎、荐椎及尾椎五部分组成，形成了综荐骨和尾综骨。

颈椎数目增多，颈部高度灵活。颈椎数不定，有8(有些小型鸟)到25枚不等，如天鹅的颈椎数达25枚，鸡为16到17枚。颈椎椎体马鞍型，称异凹型椎骨，为鸟类所特有。这种椎体间关节的活动性极大，致使鸟类的头部运动灵活，转动范围可达180°，猫头鹰可转270°。

综荐骨为鸟类所特有，由最后一个胸椎、全部腰椎、荐椎和部分尾椎愈合成，并与腰带的髂骨紧密连接，形成腰部坚固的支架。

尾综骨由部分尾椎骨愈合成，并着生尾羽以更好地完成尾作为舵的功能。

③ 肋骨　无软骨，坚硬，每块肋骨的后缘各有一钩状突搭在后肋骨上，以增加胸廓的坚固性。

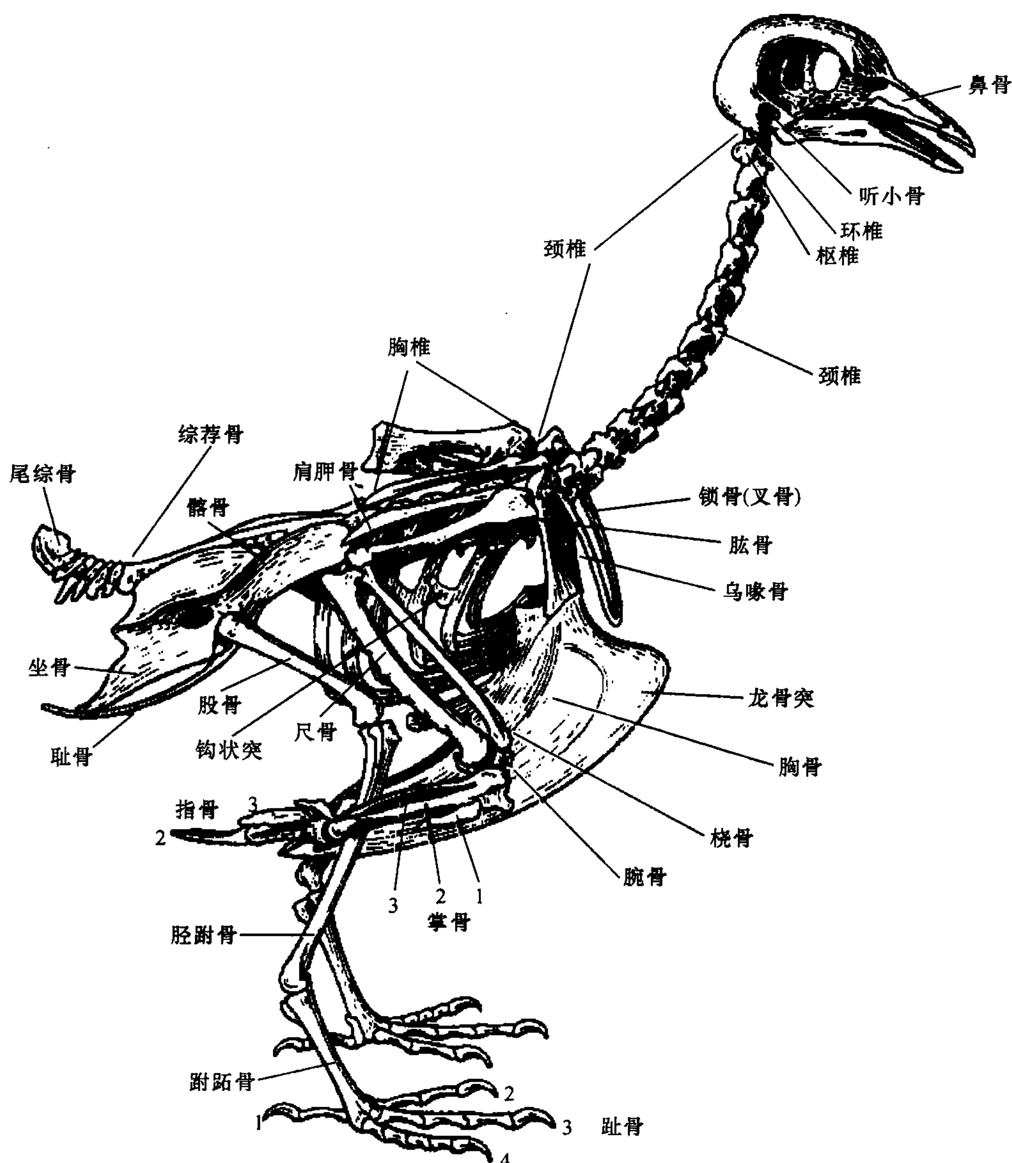


图 11-123　鸟的骨骼

④ 胸骨　极为发达并成龙骨突，没有飞翔能力的走禽没有龙骨突，为鸟类的主要飞行肌即大、小胸肌提供大而坚固的附着面。

(3)四肢骨和带骨

① 前肢和肩带　前肢变为翼，其中的主要变化表现在手部骨骼骨片的多愈合或消失，仅留第 2、3、4 指，指端无爪；手部着生初级飞羽(图 11-124)，尺骨上着生次级飞羽，而形成翼。飞羽是飞翔的主要羽毛，它们的形状和数目(特别是初级飞羽)是鸟类分类学的重要依据。肩带由肩胛骨、乌喙骨和锁骨构成，左、右锁骨在腹中线愈合成 V 字形，又称叉骨，即锁骨 V 形，为鸟类所特有。叉骨具有弹性，在鸟翼剧烈搧动时可避免左右肩带(主要是乌喙骨)碰撞。

② 后肢和腰带　后肢骨片愈合、简化和加长(图 11-124)，其中，下腿骨骼的变化较大：腓骨退化成刺状；相当于一般四足动物的胫骨，与其相邻的退化的跗骨相愈合，构成一细长形的腿骨，称为胫跗骨；远端一排的退化跗骨与其相邻的跖骨相愈合，构成一块细长形的足骨，称为跗跖骨。这种简化成单一的骨块关节

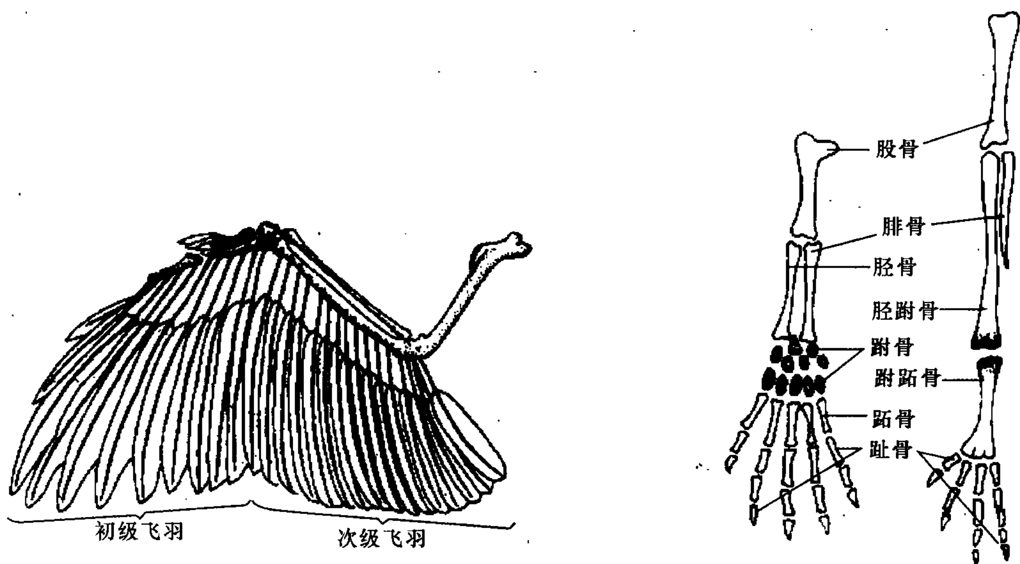


图 11-124 初、次级飞羽的着生位置(左)和鸟类后肢骨与四足动物后肢骨的比较(右)

以及这两块骨骼的延长，能增加起飞和降落时的弹性。大多数鸟类均具4趾，拇趾向后，以适应于树栖握枝。腰带(髂骨、坐骨及耻骨)愈合成薄而完整的骨架，其髂骨与脊柱综荐骨愈合形成开放式骨盆，以适应产大型卵。

2. 发达的胸肌和后肢肌肉

(1)胸肌 胸肌是最重要的飞翔肌，约占体重的1/5，分为胸大肌和胸小肌，一端以肌腱固定在胸骨和龙骨突上，另一端则通过肌腱分别固定在肱骨的腹侧和背侧；胸大肌和胸小肌收缩时分别使翼下降和上举(图 11-125)。

(2)后肢肌 发达，集中分布在股部和胫部，并以长肌腱连到脚趾。

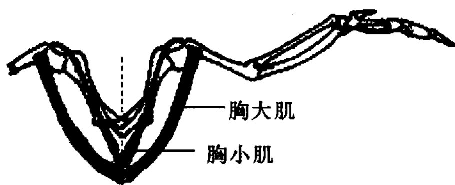


图 11-125 鸟类胸肌支配翼运动的模式图

由于胸椎以后的脊柱的愈合，而导致背部肌肉的退化。颈部肌肉则相应发达。此外，鸟类还具有特殊的鸣管肌肉，可支配鸣管(以及鸣膜)改变形状而发出多变的声音。

(三)双重呼吸系统

1. 肺 鸟类的肺是一个由各级支气管形成的彼此吻合的密网状管道系统。肺的结构(图 11-126)主要由大量的细支气管组成，呈海绵状但缺乏弹性，在结构上与其他陆栖脊椎动物的肺泡(系微细支气管末端膨大的盲囊)有本质的区别。

鸟类肺的最细分支是一种呈平行排列的支气管，称为三级支气管或平行支气管，在三级气管周围有放射状排列的微气管，其外分布有众多的毛细血管，气体交换即在此进行；鸟类的微气管与背侧及腹侧的支气管相通，无盲囊。

2. 气囊 鸟类特有的气囊(图 11-126A)是呼吸的辅助系统，由单层上皮细胞膜围成，无气体交换功能，共有4对半，位于体壁与内脏之间，有的伸入大的骨髓腔中，分为后气囊(腹气囊和后胸气囊各1对，与初级支气管相连接)和前气囊(锁间气囊1个、颈气囊和前胸气囊各1对，与次级支气管相连接)。

气囊的功能：辅助呼吸，减小身体比重，减少脏器之间的摩擦，调节体温等。

3. 双重呼吸的过程 鸟类气体进出肺的直接动力是前、后气囊的扩张和缩小。

鸟类在栖止时，主要靠胸骨和肋骨运动来改变胸腔容积，引起肺和气囊的扩大和缩小，以完成呼吸。在飞翔过程中，胸骨作为搧翅肌肉(胸大肌和胸小肌)的起点，趋于稳定，因而主要靠气囊的伸缩来协助肺完成呼吸。当扬翼时气囊扩张，空气经肺而吸入；搧翼时气囊压缩，空气再次经过肺而排出。因而鸟类飞翔越

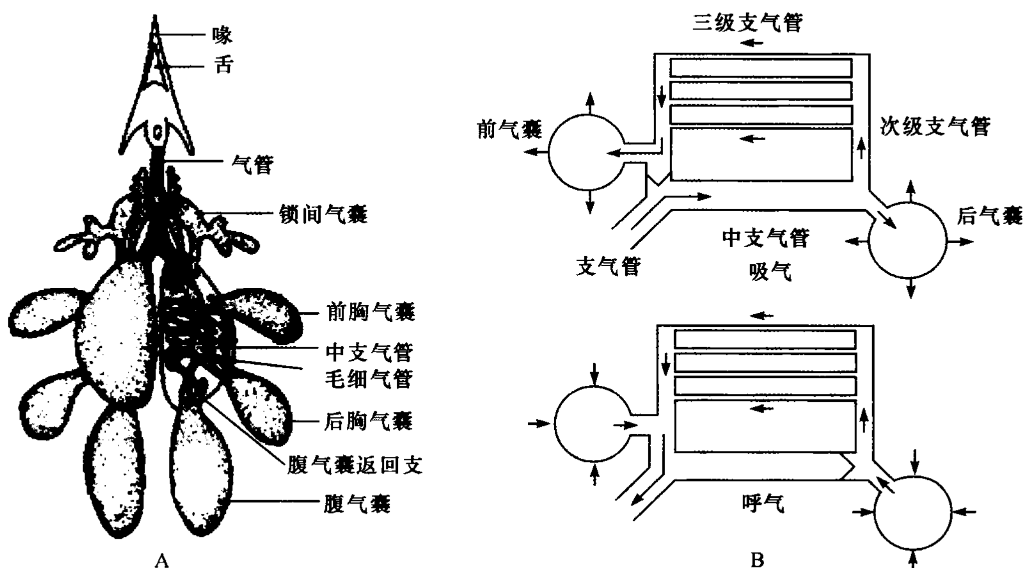


图 11-126　鸟肺与气囊结构示意图

A. 肺与气囊的关系　B. 气体交换途径

快，搧翼越猛烈，呼吸也越快。

气体在肺内的流动路线如图 11-126B 所示：当吸气时，新鲜空气沿中支气管（初级支气管）大部分直接进入后气囊；与此同时，一部分空气经次级支气管（背支气管）和三级支气管，在肺（也称"古肺"）内微气管处进行气体交换后进入前气囊。当呼气时，肺内和前气囊中含 CO_2 多的气体经气管排出；与此同时，后胸气囊中所贮存的新鲜空气经由"返回支"进入肺内进行气体交换后，再经前气管排出。可见，前、后气囊在吸气时同时扩张，呼气时同时压缩；无论是吸气还是呼气，在肺内都是单方向流动的，因而都有新鲜空气经过肺部进行气体交换，这是其他脊椎动物所没有的。实验表明，一股吸入的空气要经过二次呼吸运动才最后排出体外。

4. 鸣管　鸣管由气管特化而成，由半月膜、鸣膜和鸣肌组成，位于气管和支气管交界处（图 11-127），是鸟类的发声器官。鸣膜能因气流震动而发声。鸣管外侧着生有鸣肌，鸣肌的收缩可调节鸣膜的紧张程度而发出不同的鸣叫。双重呼吸使鸟类在吸气和呼气时都能发声，而一般陆栖动物（哺乳动物）的发声器官都位于气管上端，且绝大多数仅在呼气时发声。鸣禽（雀形目）的鸣管及鸣肌均很发达。

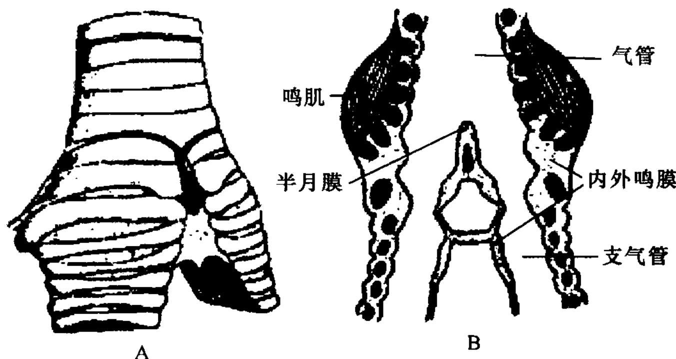


图 11-127　鸣管（A. 表面观　B. 剖面观）

（四）消化系统

与高的代谢水平和飞翔中消耗大量能量相适应，鸟类需求大量的食物，消化能力强，消化速度快，因而鸟类的消化系统有其特殊性。鸟类消化系统包括消化道和消化腺（图 11-128）。消化道包括：喙、口腔、咽、

食道、嗉囊、腺胃、肌胃、小肠、盲肠、直肠和泄殖腔。消化腺包括肝脏和胰脏。

1. 喙　喙为取食器官，外包角质的鞘，无牙齿，舌大多覆有角质的鞘。喙和舌的形状与食性、生活方式有关（图11-129）。

2. 嗉囊　嗉囊有储食和软化食物的作用，鸽在育雏期嗉囊还有分泌嗉囊乳（又称鸽乳）的作用。

3. 腺胃　腺胃有分泌消化液和黏液（强酸性）的作用。

4. 肌胃　肌胃又称砂囊，其肌肉壁厚、黏膜为角质膜、内常有沙石，具有很强的物理性消化能力，以补偿牙齿的缺少。肉食性的鸟类，肌胃的肌肉层和角质膜不够发达。

5. 小肠　是化学性消化和吸收的主要场所。

6. 盲肠　盲肠的发达与否与食性有关，仅食谷类或肉类的鸟类盲肠不发达或退化，而食纤维素为主的鸟类（如鸡类），盲肠特别发达。盲肠具有吸水作用，并为某些微生物等提供消化纤维素的场所。

7. 直肠　直肠很短，不能大量储存粪便，随有随排，在飞行时有减轻体重的作用。直肠和泄殖腔有明显的水分重吸收功能。

鸟类泄殖腔的背方有一个腔上囊，在幼鸟时发达，成体时则失去囊腔而成为一个淋巴上皮的腺体结构（图 11-130）。

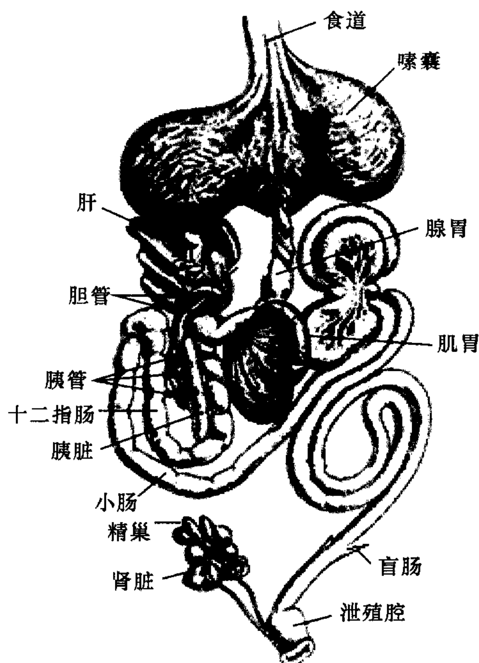


图 11-128　家鸽的消化系统

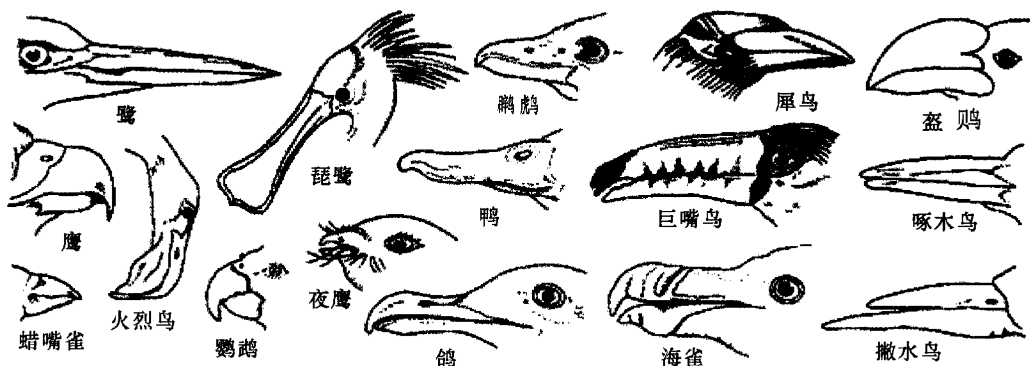


图 11-129　鸟喙的多样性

腔上囊既是一种淋巴组织，又似乎能产生具有免疫成分的分泌物，有类似于肾上腺皮质激素或甲状腺激素的作用。

8. 肝脏和胰脏　这是鸟类的主要消化腺，它们分泌的胆汁和胰液注入十二指肠，在功能上与其他脊椎动物没有本质上的区别。口腔中的唾液腺能分泌唾液，但只有食谷类的燕雀类唾液中才有消化酶。

（五）循环系统

鸟类的循环系统（图 11-131）反映了较高的代谢水平，体温 40～42℃，恒温。主要体现在：运输速度快、供氧能力强。

1. 心脏　心腔完全分为 4 室，动静脉血完全隔开，大大提高了血液与外界、血液与组织细胞之间的气体交换速率；心脏一般是同等体重的哺乳动物的心脏的 1.4～2 倍

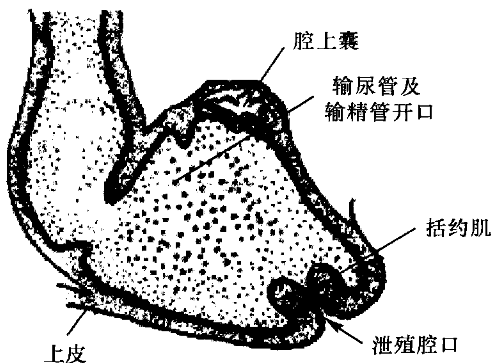


图 11-130　家鸽泄殖腔纵切模式图

大小；心跳加快，一般在300～500次/min之间，蜂鸟可达到1200次/min。低等脊椎动物心脏的静脉窦在鸟类中已完全消失。

2. 动脉　基本上继承了高等爬行类的特点，但左侧体动脉弓消失，由右侧体动脉弓将左心室射出的血液输送到全身。动脉压高。

3. 静脉　鸟类的静脉也与高等爬行类相似，但有以下两个特点：

（1）肾门静脉明显退化，并在肾门静脉腔内具有一种独特的含有平滑肌的瓣膜，可根据需要把静脉血液送入肾脏或绕过肾脏。

（2）具尾肠系膜静脉，可收集内脏血液进入肝门静脉，这是鸟类所特有的（图11-131）。

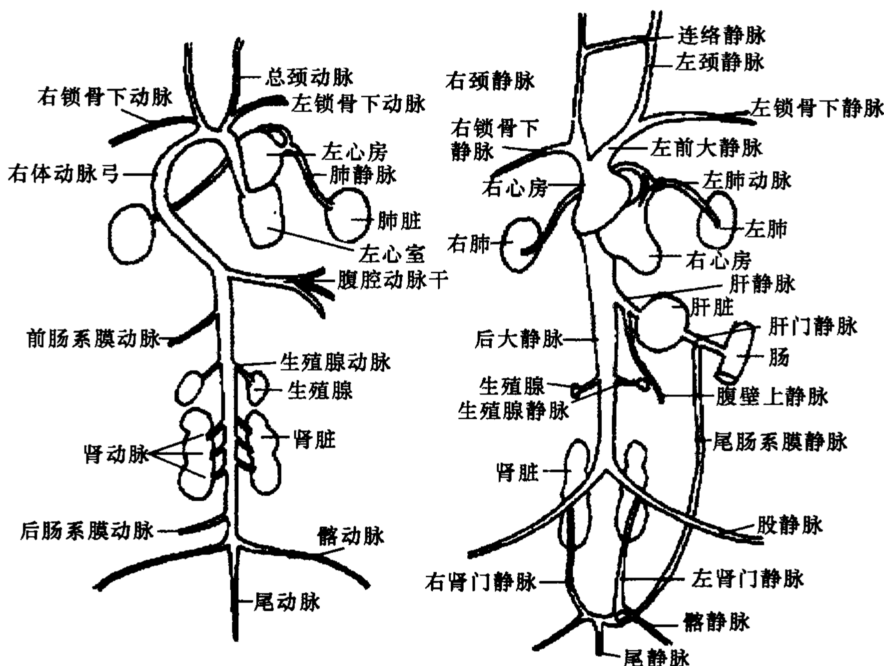


图11-131　鸟类的循环系统腹面观（左：动脉　右：静脉）

4. 血液及淋巴　鸟类血液中的红细胞含量较哺乳类少（约2000000～7645000个/cm^3），红细胞具核，一般为卵圆形。

鸟类的小肠绒毛中不具哺乳类那种乳糜管，因而小肠吸收的脂肪也与葡萄糖、氨基酸一样，均经过肝门静脉直接进入肝脏。少数种类（如鸵鸟及雁鸭类）在身体后方具有能搏动的淋巴心。

（六）体液的渗透调节和排泄

成体的后肾左右各一个，通常分三叶（图11-131、132左）。与哺乳动物相比，鸟类的肾脏很大，肾小球数目也多；含氮排泄物主要是尿酸，加上肾小管和泄殖腔的重吸水分能力较强，因而有利于保持体内水分；无膀胱，尿和粪便随时排出体外，有利于减轻体重。

海生或盐碱地区的鸟类还有盐腺，位于眼眶上部的一对大腺体，其开口接近鼻孔，可排出浓度为5%的氯化钠溶液。

（七）生殖系统

产大型羊膜卵，均为体内受精。雄鸟具1对精巢（图11-132左），多数种类无交接器，靠雌雄鸟的泄殖腔孔相对接触来达到交配。鸟类的精子在泄殖腔和输卵管内的存活时间比哺乳动物更长，可长达2～3个星期。鸵鸟、鸭、鹅、天鹅等少数种类的雄性有一个交接器。

雌鸟的绝大多数种类仅有左侧卵巢和输卵管，右侧退化（图11-132右）；输卵管分为五个部分：输卵管伞、蛋白分泌部、峡部、子宫和阴道。受精发生在输卵管上部，卵经蛋白分泌部被包上蛋白，经过子宫时形成蛋壳，最终经泄殖腔孔排出体外。

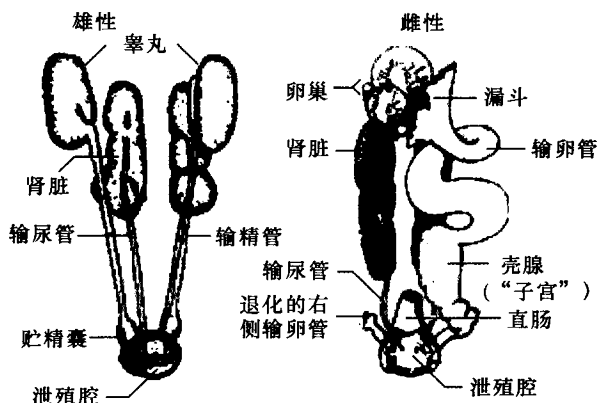


图 11-132　鸟类的泌尿生殖系统

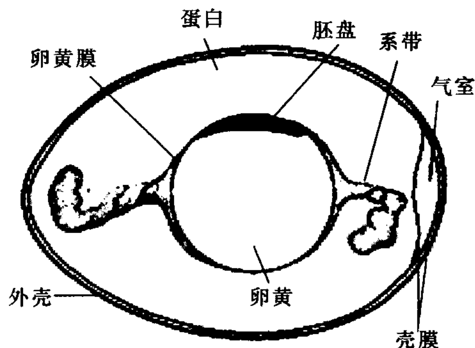


图 11-133　鸟卵模式图

鸟卵在输卵管内移动时，由于管壁肌肉的蠕动而旋转，逐渐被包裹以均匀的蛋白层，两端的稠蛋白层随着扭转而成系带（图 11-133）。被系带所悬挂着的卵黄，由于重力关系而使胚盘永远朝上，有利于孵化。胚盘含有细胞核及大部分的细胞质，呈盘状。卵壳的成分为碳酸钙（89%～97%）及少数的盐类和有机物，其表面有数千个小孔，以保证卵在孵化时的气体交换。

光线能刺激家禽提早产蛋以及在秋、冬季节产更多的蛋，但也有一些种类对光不敏感。12～14 小时光照对脑下垂体分泌和产卵的刺激最大，有人认为红光的效果比白光好。

（八）神经系统

鸟类的脑在很多方面像爬行动物（如新脑皮的发展仍停留在爬行动物的水平上），而与哺乳动物相差更大。主要有以下特点：

1. 鸟类的大脑和小脑的表面都比较平滑，而哺乳类有许多的沟和回。

2. 鸟类的大脑皮层远没有哺乳类的发达，大脑的顶壁很薄，但底部（即纹状体）十分发达。纹状体是鸟类复杂的本能行为（求偶、营巢、孵卵、育雏等）和学习行为的中枢。

3. 鸟类的小脑很发达而且体积大，这与鸟类复杂的飞翔动作及其协调有密切关系；中脑视叶发达，因而视觉发达，大脑嗅叶退化以至于嗅觉退化。

鸟类与哺乳类一样，都有 12 对脑神经。

（九）感觉器官

鸟类的感觉器官适应在空中飞翔的需要，因而视觉极为敏锐，位听器官也很发达，但嗅觉和味觉均不发达。

1. 视觉器官　鸟类的眼极大，比例占脊椎动物之首。具体结构有以下特点：

（1）眼球肌缺乏　多数鸟类缺乏眼球肌，因而不能随意运动，必须由头部转动来视物。

（2）巩膜环　巩膜前面有薄的骨片以覆瓦状排列成环，称巩膜环，使眼球在飞行中能抵抗强大的气流压力而不变形。

（3）角膜外覆盖有瞬膜　角膜外还盖有一层透明的瞬膜，有湿润和保护角膜的作用。

（4）双重调节　鸟类的视觉极为敏锐，这是因为：①鸟眼折光系统的调节肌肉属于骨骼肌，因而调节速度极快；②眼球折光系统的调节是通过改变角膜和晶状体曲度来共同完成的（图 11-134），称为双重调节，因而调节幅度极大，这是鸟类所特有的。

（5）视杆、视锥细胞在视网膜上的分布与鸟类的昼、夜行性有关　昼行性鸟类的视网膜上有极多的视锥细胞，密度又大，因而有极强的分辨物像和色彩的能力。夜行性鸟的视杆细胞更多，因而对弱光敏感。

2. 位听器官　鸟的耳有发达的听觉和平衡的功能，但中耳仍只有一块耳柱骨，感受听觉的瓶状囊比爬行类更长，夜行性的鸟类听觉更敏锐。

大多数鸟类的嗅觉退化，少数种类（如兀鹫）的嗅觉相当发达，已成为一种嗅觉寻食的定位器官。

综上所述，鸟类的主要生物学特征是：身体流线形，颈长；具角质的喙，无齿；体表被羽，薄而干燥，缺少腺体；前翅变为翼，后肢因不同习性而有变异；具有气质骨，有发达的龙骨突和胸肌；肺呼吸，具气囊，双重呼

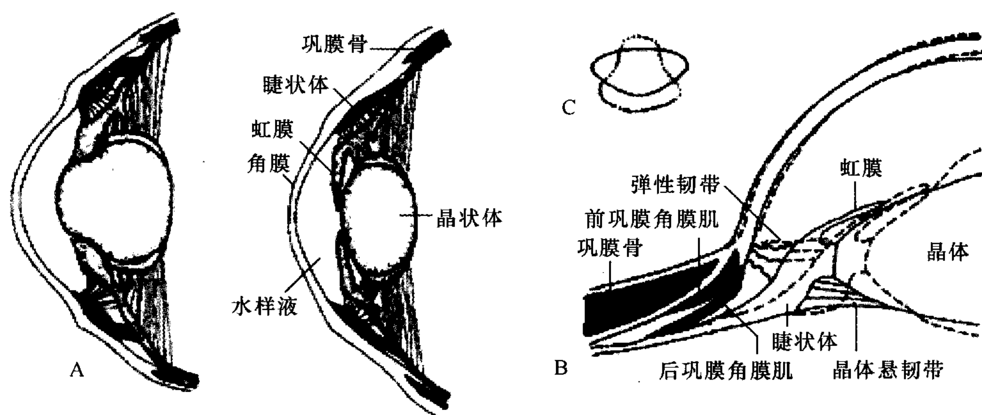


图 11-134　鸟眼视力调节模式图

A. 从近视(左)调至远视(右)　B. 眼球局部切面,示调节肌　C. 晶体调节前、后的形状

吸;心腔完全分隔成 4 室,左体动脉弓消失,肾门静脉退化;恒温;体内受精,产大型羊膜卵;大脑纹状体发达,有复杂的生殖行为;视觉发达;尿酸是主要的含氮废物。

二、鸟纲的分类

已知的现存鸟类约 9700 种,而且每年平均有 4 个新种被发现。分为 3 个总目,约有 28 个目,其中雀形目就包括约 5000 种以上的种类,其中有我们熟悉的鸣鸟。

(一)平胸总目

这是一群不会飞的大型走禽(无翼鸟较小),适于奔走,因而存在一系列的原始特征:翼退化,羽毛蓬松而分布均匀,胸骨扁平而无龙骨突,锁骨退化,双足变得粗大有力,不具尾综骨和尾脂腺,雄鸟具发达的交配器官等。分布仅于南半球(非洲、美洲和澳洲南部)。代表动物有鸵鸟、几维(图 11-135)。

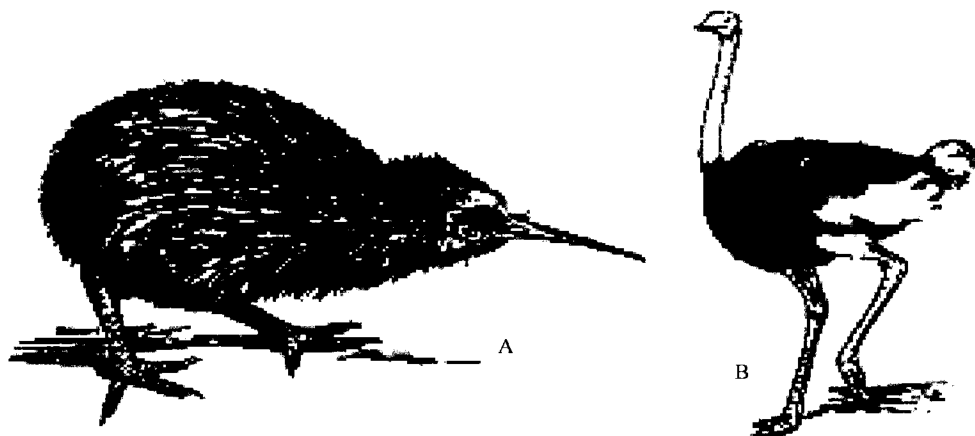


图 11-135　几维鸟(A)和鸵鸟(B)

鸵鸟属于鸵形目的一种,适应于海港荒原生活,一般成小群(40～50 只)活动,奔跑迅速,一步可达 8m,每小时可跑 60km。食植物、浆果、种子及小动物。

(二)企鹅总目

这是一群海生的善于游泳的中、大型鸟类,可以说是在另一种介质即水中的鸟类。有一系列适应性特征:前肢鳍状,后肢短且后移至身体后方,在陆地上行走近于直立,趾间具蹼;羽毛成鳞片状覆盖全身;皮下脂肪发达;胸骨龙骨突发达,但骨骼沉重,不具充气骨。仅分布于南半球。代表动物为王企鹅。

王企鹅分布于南极边缘地区，可深入到内陆数百千米处集成千百只大群繁殖。繁殖后可沿海北上至非洲南部。每产一卵置于冰上，由雄鸟孵卵，56天后孵化，期间雄鸟不进食，靠消耗体内脂肪维持。

（三）突胸总目

它们共同的特征是：翼发达，善于飞翔，胸骨具龙骨突；有尾综骨；具充气性骨骼；正羽发达，构成羽片，有羽区和裸区之分；雄鸟绝大多数不具交配器官。

突胸总目包括现在鸟类的多数，遍及全球，总计约35个目，8500种以上。我国现存的鸟类均属于本总目，计26目81科。

根据生活方式和结构特征，鸟类可大致分为6个生态类群：游禽、涉禽、猛禽、攀禽、陆禽和鸣禽（图11-136）。

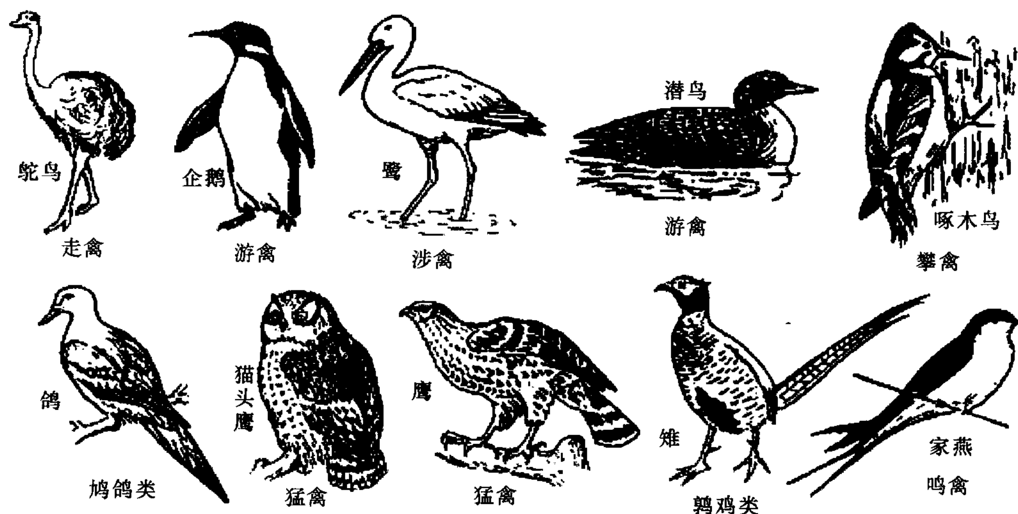


图 11-136　鸟类的几种生态类型的代表

游禽类：常在水中生活，脚短，趾间具蹼，嘴扁平而阔（有的种类长而尖），不善行走，但适于游泳、潜水。企鹅总目、雁形目、鸥形目等目的鸟类都属于这类。

涉禽类：涉走于浅水中，不会游泳。嘴细长、颈长，且脚和脚趾也长（即“三长”），趾间蹼不发达。包括鹤形目、鹳形目和鹭形目。

陆禽类：包括鸠鸽类和鹑鸡类，前者为鸽形目鸟类，后者为鸡形目鸟类。常在地面行走和筑巢。

攀禽类：多为树栖、善于攀树的种类。脚短而健壮，趾的排列有变异，以适于攀缘。如对趾足（2、3趾向前，1、4趾朝后）、并趾足（常态足，但3、4趾基部合并）、异趾足（3、4趾向前，1、2趾朝后）等。如鹦形目、鹃形目、䴕形目、雨燕目等都属于攀禽类。

猛禽类：鸟喙和脚爪强壮有力，并且呈钩曲状，翼强健，善飞翔，体型大，性凶猛，以捕食小动物或食腐肉为生。包括夜行性的猫头鹰和昼行性的苍鹰及秃鹫（属于隼形目）。

鸣禽类：包括雀形目的各种鸟类，它们羽色鲜艳，善鸣叫，巧营巢，体态轻盈，活动灵敏。

根据全国生物竞赛考试纲要细目，现将突胸总目的主要目介绍如下：

1. 鹳形目　大、中型涉禽。颈、喙、腿均长，半蹼足，四趾在同一个平面上（图11-137）。雏鸟晚成。如白鹳、黑鹳、朱鹮、白鹭、苍鹭、火烈鸡等。

2. 雁形目　大、中型游禽。蹼足，喙扁平、喙端具加厚的“嘴甲”、喙边缘具有梳状栉板（有滤食的功能），雄性具交配器。雏鸟早成。如鸿雁、天鹅、绿头鸭、鸳鸯、潜鸭等（图11-138）。

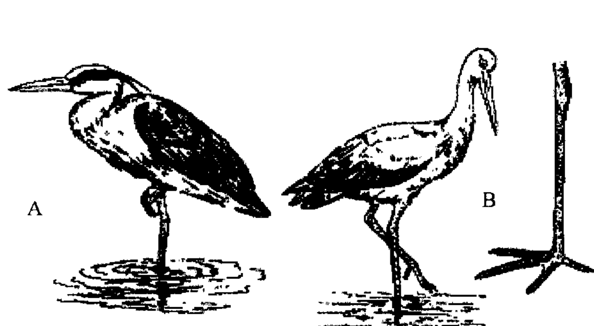


图 11-137　苍鹭(A)和白鹤(B)及其足趾

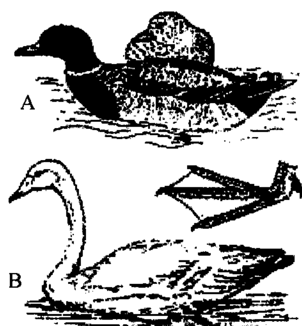


图 11-138　绿头鸭(A)和天鹅(B)及其蹼足

3. 隼形目　肉食性，体型大、中型。上喙先端具利钩以撕裂捕获物，覆盖下喙；足强健有力，借锐利的钩爪撕裂食物；视力敏锐。雏鸟晚成。如鸢、松雀鹰、雕、兀鹫、秃鹫等(图 11-139)。



图 11-139　隼形目代表

4. 鸡形目　陆禽类。上嘴弓形、利于啄禽植物种子；具掘足；翼短圆，不善远飞；雌雄大多异色，雄鸟羽色鲜艳，繁殖期间好斗。雏鸟早成。如环颈雉、原鸡、孔雀、雷鸟、褐马鸡等(图 11-140)。

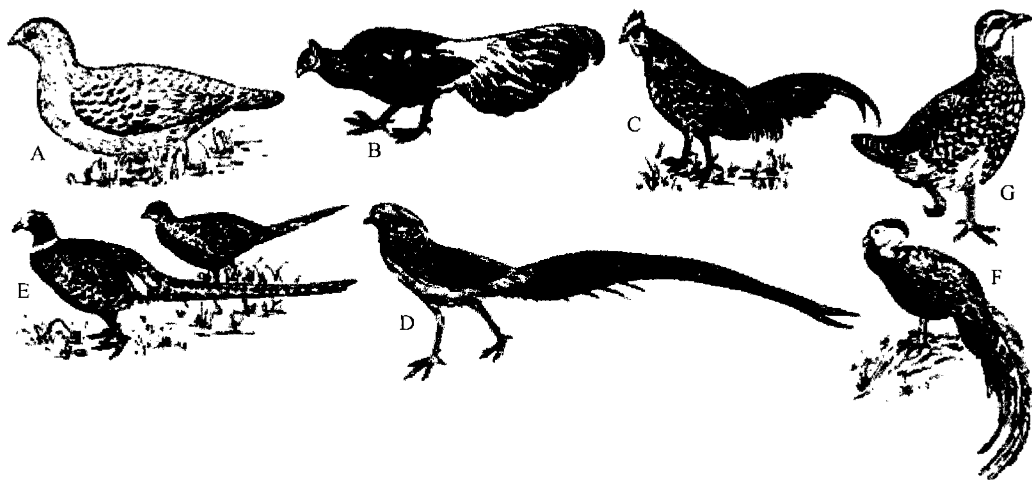


图 11-140　鸡形目代表

A. 雷鸟　B. 褐马鸡　C. 原鸡　D. 锦鸡　E. 环颈雉　F. 白鹇　G. 鹧鸪

5. 鹤形目　涉禽。喙长、颈长、腿长，半蹼足，后趾高位。雏鸟早成。如丹顶鹤、白枕鹤、白鹤、灰鹤、秧鸡、骨顶鸡、鸨等。

6. 鸥形目　海洋性鸟类，游禽或涉禽。前三趾间具蹼，翼尖长而善飞翔。雏鸟的形态似早成鸟，而习性又似晚成鸟。如红嘴鸥和海鸥(图 11-141)等。

7. 鸽形目 又称鸠鸽目，陆禽。常态足（三趾向前，一趾向后），足短健，四趾在同一平面上，喙短，喙基膨大具蜡膜，嗉囊发达，在育雏期能分鸽乳喂雏。雏鸟晚成。本目种类大多为狩猎的对象。如山岩鸽、斑鸠、绿鸠、珠颈鸠和毛腿沙鸡（图 11-142）等。

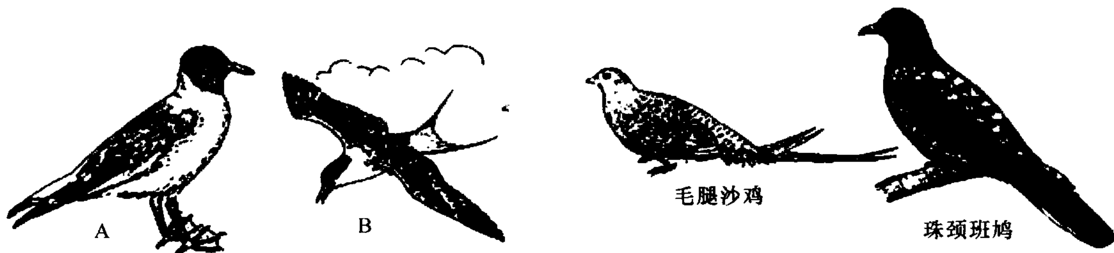


图 11-141 红嘴鸥（A）和燕鸥（B）

图 11-142 鸠鸽目代表

8. 鹦形目 攀禽。对趾形足（1、4 趾向后，2、3 趾朝前，但第 4 趾能前后翻转），喙坚硬具利钩，上嘴能上抬，均有利于在树上攀缘；多在树洞中营巢。雏鸟晚成。如鹦鹉。

9. 鹃形目 攀禽。对趾型足，尾长，翼尖长，外形略似小鹰，但嘴、爪不具钩。雏鸟晚成。如大杜鹃、四声杜鹃等。大杜鹃又称布谷鸟，可在雀形目约 100 余种鸟类的巢中产卵，其所产的卵色与义亲的卵很相像。幼稚雏孵出壳后具有特殊的本能，能将巢内义亲的卵和雏抛出巢外，以独自享受义亲的哺育。大杜鹃最爱食松毛虫。

10. 鸮形目 夜行性猛禽。外趾能后转成对趾型，以利攀缘；双眼大且朝前，眼周羽毛呈放射状，呈脸盘状。营巢于树洞中，雏鸟晚成。如长耳鸮（图 11-136，又名猫头鹰），是食鼠益鸟，食物中的 90% 以上是鼠类。此外还有草鸮、林鸮等。

11. 雨燕目 小型攀禽。前趾足（四趾均向前），喙扁阔，口裂大，翼尖长，如白腰雨燕、蜂鸟等。

12. 䴕形目 又称啄木鸟目，攀禽。对趾足，尾羽的羽轴坚硬。舌长，舌尖有钩，喙强如凿状，专食树皮下栖居的害虫（如天牛幼虫），是著名的“森林医生”。凿洞为巢。雏鸟晚成。如黑啄木鸟、绿啄木鸟等。

13. 雀形目 鸣禽。常态足，四趾在一平面上，三前一后，足纤细，后爪较中爪长。鸣管和鸣肌发达，多善鸣。雏鸟晚成。大多营巢巧妙。该目包括全部鸟类的 60%，也是鸟类中最高等的类群。如琴鸟、园丁鸟、极乐鸟、百灵、云雀、燕子、黄鹂、喜鹊、乌鸦、画眉、相思鸟、山雀、太阳鸟、麻雀等。

三、鸟类的繁殖行为

鸟类的繁殖行为包括：占据巢区、筑巢、求偶、交配、孵卵和育雏。

鸟类繁殖具有明显的季节性，并有复杂的行为（例如占区、筑巢、孵卵、育雏等）。鸟类性成熟的年龄与种群的死亡率有关（图 11-143），死亡率越高的鸟类性成熟时的年龄越小，窝卵数也越多。

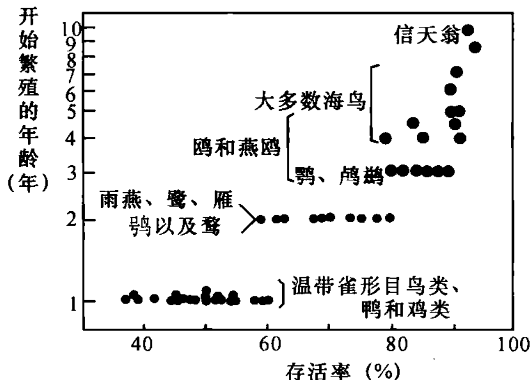


图 11-143 鸟类成体的存活与性成熟开始之间的关系

1. 求偶和性选择 一般来说，雄鸟能通过自己的鲜艳羽毛、诱人的鸣叫和雄姿，以及别致的巢穴等方面赢得雌鸟的欢心。多数鸟类是单配的，少数种类是一雄多雌（如松鸡、环颈雉、蜂鸟和织布鸟等），而极少数为一雌多雄（如三趾鹑、彩鹬等）。一般是雄鸟主动。大多数鸟类的配偶关系维持到繁殖期终了、雏鸟离巢为止；少数鸟类为终生配偶，如企鹅、天鹅、雁、鹳、鹤、鹰、鸮、鹦鹉、乌鸦、喜鹊、山雀等。

鸟类的繁殖受内外环境条件刺激的影响以及神经内分泌的控制（图 11-144）。普通鸟类每年繁殖一窝，少数如麻雀和家燕等一年可繁殖多窝。在食物丰富、气候适宜的年份，鸟类繁殖的窝数和窝卵数均会有所增加，但同种鸟是相同的。一些热带地区的食谷鸟类甚至几乎终年繁殖。

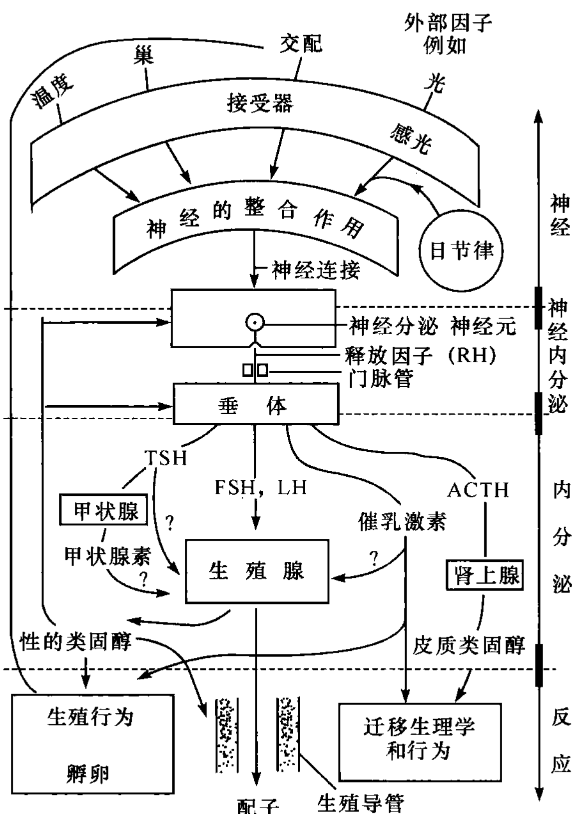


图 11-144 鸟类繁殖受内外环境条件刺激的影响以及神经内分泌的控制

2.占据巢区或领地 其意义是为了安全和充足的食物，以保护自己的后代，提高成活率。占据巢区或领地的成功雄鸟也是求偶的胜利者。领地的大小可从一些雀形目的几百平方米到鹰、鹫等的几平方公里。领地的大小是可变的，与营巢的适宜地域面积、种群密度、食物资源等有关。占领巢区的行为同时往往也是求偶炫耀的行为。

3.营巢 巢穴为产卵、孵卵和育雏提供保温而又安全的栖身之地。绝大多数鸟类都有营巢的行为。鸟类营巢可分为独巢和群巢，这与适宜营巢的空间资源和食物资源，以及有效防御天敌等因素有关，尤其是空间资源是主要因素。我国常见鸟类的巢穴类型主要有地面巢、水面浮巢、洞巢和编织巢等四类。

4.产卵、孵卵和育雏 每种鸟类在巢内所产的满窝卵的数目称为窝卵数，窝卵数有种的稳定性，但受气候条件和食物资源等影响。鸟类中存在着定数产卵与不定数产卵两种类型。鸠鸽、环颈雉、喜鹊和家燕等鸟类，每一繁殖周期内只产固定数目的窝卵数，如有遗失也不补产。鸡、鸭、鸵鸟和麻雀等鸟类，在未达到其满窝卵数之前，若有遗失即会补产，直到产满固有的窝卵数为止。饲养的卵用家禽就是利用了家禽的这种特性。

孵卵通常由雌鸟担任，或雌雄轮流，但企鹅等少数鸟类由雄鸟孵卵。除少数种类如鹅、鸭、企鹅等以外，参与孵卵的亲鸟腹部均具有孵卵斑。在孵卵时，亲鸟的孵卵斑能掩盖巢中的上表层的卵。现已测定，孵卵时的卵温度为 34.4～35.4℃左右。每种鸟的孵卵期通常是稳定的，一般大型鸟类的孵卵期较长，如家鸡 21 天，家鸭 28 天，鹅 31 天，鹰类 29～55 天；小型鸟类较短，一般的雀形目鸟类则为 10～15 天。

雏鸟可分为早成鸟和晚成鸟(图 11-145)。早成鸟于孵出时即已充分发育，被有密绒羽，眼已张开，能独立行走，待绒羽干后，即可随亲鸟觅食。晚成鸟出壳时尚未充分发育，体表光裸或微具稀疏绒羽，眼不能睁开，需亲鸟喂食。大多数地栖鸟类和游禽都属于早成鸟；雀形目和攀禽、猛禽等筑巢隐蔽或凶猛的鸟类都属于晚成鸟，在育雏时大多数晚成鸟都以昆虫为主食。

四、鸟类的进化特征和地位

(一)进化特征

高而恒定的体温,双循环,高代谢率,减少了对外界环境的依赖;具羽能飞翔,主动适应环境能力强;具有发达的繁殖方式和行为,后代成活率高。

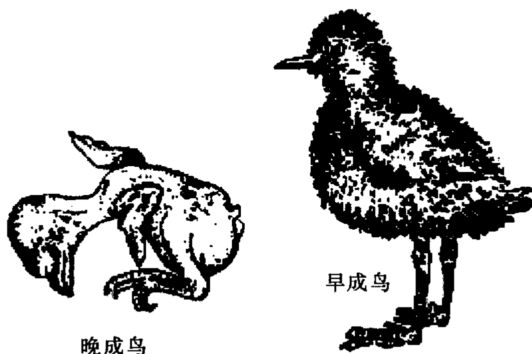


图 11-145　雏鸟类型

(二)鸟类的起源

1. 鸟类的起源和进化

(1)始祖鸟的特征　1861 年在德国的巴伐利亚第一次发现了距今 1.45 亿年前晚侏罗纪地层中的鸟类化石即始祖鸟(图 11-146)。始祖鸟的特征介于爬行类和鸟类之间。

与爬行类相似的特征主要有:① 无喙,具槽生齿;② 椎体双凹型;③ 长而灵活的尾,有 18 ~ 21 枚分离的尾椎骨;④ 肋骨不具钩状突;⑤ 前肢有 3 枚彼此分离的掌骨,指端具爪;⑥ 腰带各骨不愈合(图 11-147)。



图 11-146　始祖鸟化石

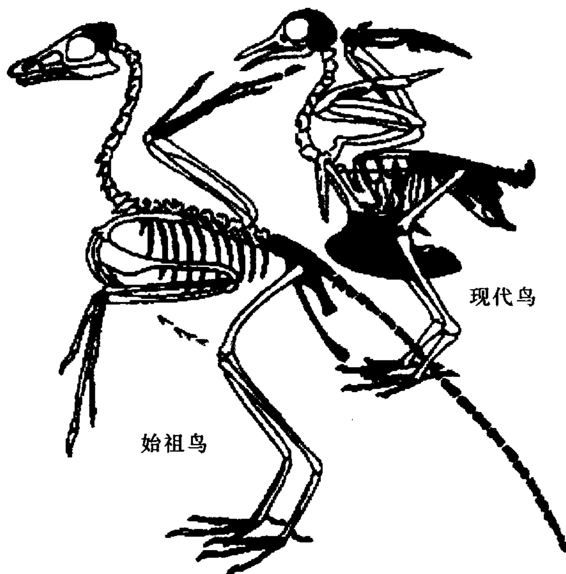


图 11-147　始祖鸟与现代鸟类骨骼的比较

与鸟类相似的特征有:① 全身被羽,有翼;② 具 V 字形锁骨;③ 骨盘为开放式;④耻骨向后伸长,有跗跖骨;⑤ 后肢具 4 趾,三前一后。

(2)鸟类的起源　由双颞窝爬行类中的初龙类进化成始祖鸟,然后进化成鸟类。

2. 鸟类飞翔的起源

(1)三种翼的比较　在脊椎动物中,爬行类的翼龙、鸟类和哺乳类中的蝙蝠具有飞翔的能力,但它们的飞翔能力在各纲中的起源是独立的。翼龙和蝙蝠的翼只是皮肤的延伸,并被指骨所支持。而鸟类是羽毛构成翼的表面,初级飞羽附着在变异的腕、掌、指部,次级飞羽附着在尺骨上,还有辅助性的小翼羽附着在第 2 指骨上。

(2)两种主要的飞行起源学说

树栖起源理论　该学说认为:鸟翼起源于能攀爬上树捕食昆虫的、并能在树间跳跃和滑翔的爬行动物,以后鳞片不断加长并演变为翼,最后获得飞翔能力。

疾走奔跑起源理论　该理论认为:鸟类祖先可能是具有长尾、双足行走、能快速奔跑的动物,在捕食和避敌中极为有利。前肢因辅助奔跑而逐渐演变为翼,其上鳞片加大成为羽,由此获得飞翔能力。

第十八节　哺乳纲

一、进步而完善的特征

（一）胎生和哺乳

哺乳动物是最高等的脊椎动物，胎生和哺乳对后代的发育和生长具有完善、有利的保护。从受精卵、胚胎、胎儿产出、至幼仔自立的整个过程均有母兽的良好的保护，使后代的成活率大为提高；因而哺乳类在生存竞争中占有较高的起点，在地球上生存和发展中具有较大的优势。

1. 胎生　除单孔类的为卵生外，受精卵卵裂形成桑葚胚后进入子宫，并植入子宫内壁后继续发育，其绒毛膜、尿囊与母体子宫内膜结合共同形成胎盘（图 11-148）。这种生育方式能大大促进受精卵的发育和提高成活率。

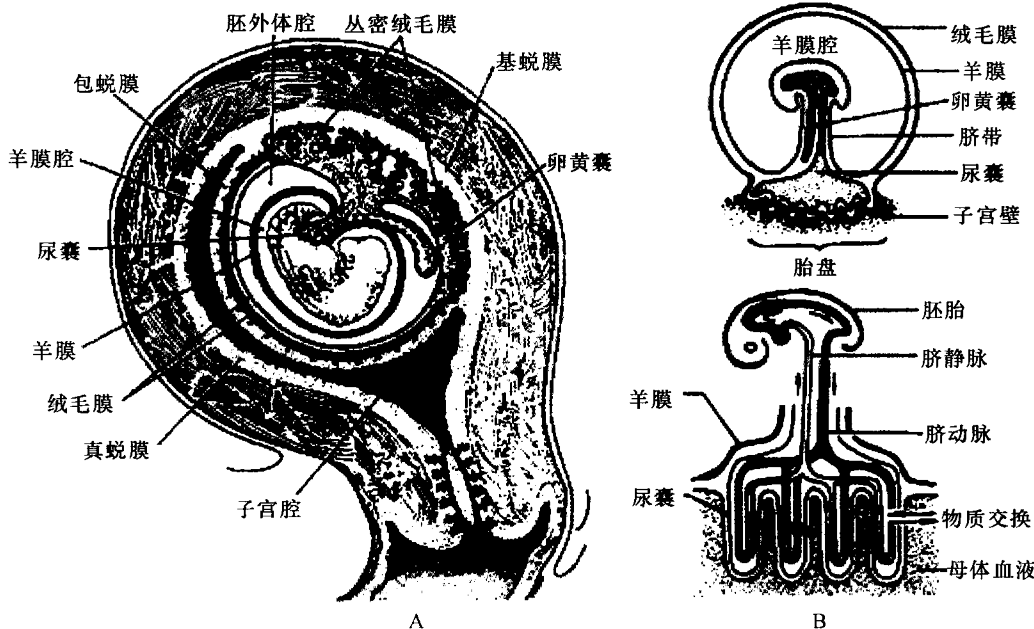


图 11-148　人的胎盘（A）和哺乳动物胎盘的发育及结构（B）

有袋类的胎盘不是真正的胎盘，而是卵黄囊胎盘（由卵黄囊与母体子宫壁共同形成），幼仔发育不完全就产出，之后需要在母体腹部育儿袋中含着母兽的乳头继续发育，直到幼体成熟，这种胎生称为假胎生。

2. 哺乳　所有哺乳动物的母兽都以乳汁哺育幼仔，这样不仅提高了幼兽的营养和成活率，同时可以得到母兽的有效保护，并且也为幼兽早期的学习和主动适应环境创造了有利条件。

母兽具有乳腺和乳头，乳头的个数通常与一胎所产的胎儿数相当。乳腺是高度特化的汗腺。卵生的原兽亚纲动物具乳腺但无乳头。

（二）毛及其他皮肤衍生物

哺乳类的皮肤中，表皮角质层发达，真皮具极强的韧性。皮肤衍生物在机体保护、体温调节、感受刺激、分泌和排泄等方面起重要作用。

1. 毛　毛为哺乳动物所特有，可分为针毛、绒毛和触毛，分别具有保护、保温和触觉作用。毛由表皮角质化形成，与角质鳞片及羽毛为同源结构。毛有季节性的更换。

2. 皮肤腺　包括皮脂腺、汗腺。乳腺和气味腺都是变态的汗腺。气味腺用于种间识别和吸引异性，或防御作用，如鼬类肛门处的臭腺、雄麝腹部的麝香腺。

3.鳞片、爪、指甲、蹄和角

(1)鳞片　如穿山甲的大型表皮角质鳞片、犰狳的真皮骨质板。

(2)爪、指甲和蹄　脊椎动物由水生到陆生过程中,指趾端首次出现了爪,用于保护和辅助运动及捕食。真正的爪首次出现在爬行类,并一直保留到鸟类和哺乳类。哺乳类的爪具有防御、抓捕、攀缘、挖掘等。在灵长类,爪演变为指甲;在有蹄类,爪演变为蹄。它们的基本结构相同,都是表皮的衍生物。

(3)角　角和蹄为有蹄类所特有。根据来源的不同,角可分为表皮角、真皮骨质角和皮肤骨质角三类(图 11-149)。

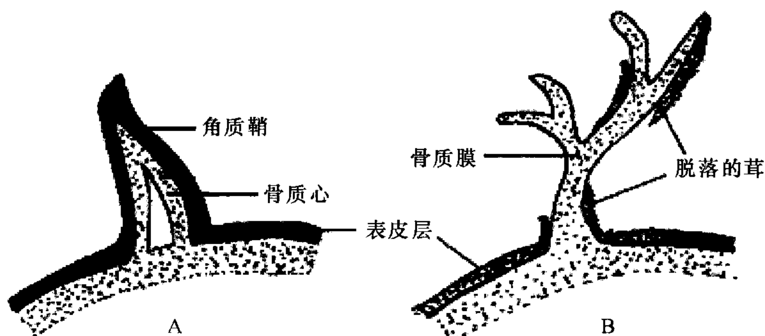


图 11-149　哺乳类的洞角(A)和实角(B)

表皮角又称毛角、角质纤维角,为雌雄犀牛所特有,毛角由表皮角蛋白纤维形成,实心,是毛的特化产物,终生不换。

真皮骨质角为实角,分叉,是鹿科动物所具有的角。多数为雄性具有,每年脱换一次,如鹿角;但驯鹿雌雄性都有角,而麝和獐雌雄性都无角。刚长出的鹿角外包富有血管的皮肤,皮肤表面有茸毛,没有骨化,这种鹿角称为鹿茸,为贵重的中药。但长颈鹿的角终生包被皮毛,不脱落。

皮肤骨质角可分为洞角和叉角羚角。洞角由真皮的骨质心和表皮角质鞘组成,无分叉,终生不换,如牛角、羊角。叉角羚角仅见于北美洲的叉角羚科动物,要构造上与洞角相似,但其角质鞘每年进行周期性脱换,由表皮形成新角,而且新角一定分叉。这类角一般雌雄均有。

(三)支持和运动系统的特点

1.骨骼　高度简化和灵活(图 11-150)。

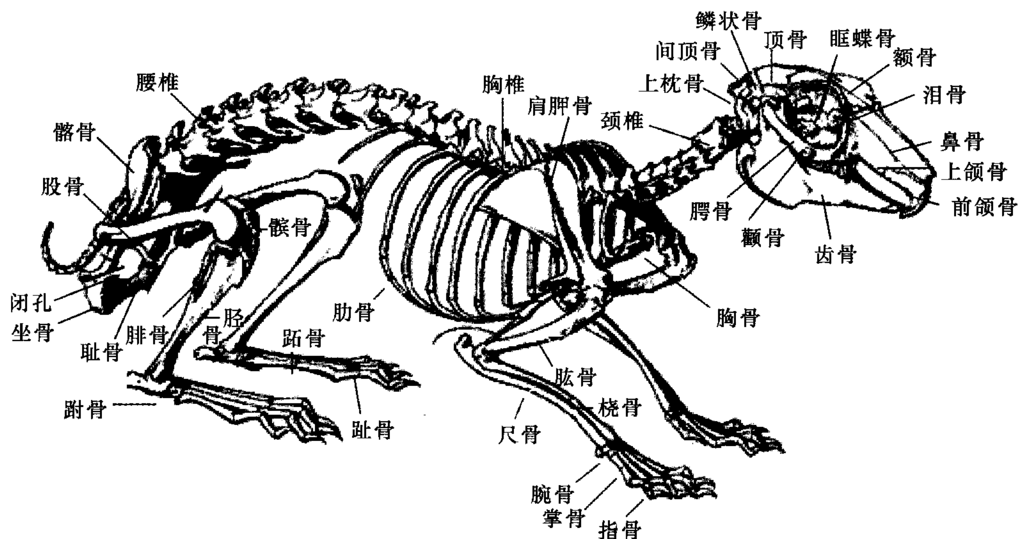


图 11-150　家兔的骨骼系统

(1)中轴骨骼　包括头骨和躯干骨。

① 头骨　哺乳类的头骨由于脑、感官(特别是鼻囊)的发达和口腔咀嚼的产生而发生了五个方面的显著变化:顶部有明显的"脑勺"以容纳脑髓,枕骨大孔移至头骨的腹侧;头骨全部骨化,愈合紧密,骨块减少,这样既坚固又轻便;颧弓发达,以作为强大的咀嚼肌的起点,以提高咀嚼的能力;3块(镫骨、砧骨、锤骨)听小骨构成的杠杆系统对声波有放大的作用,以提高听觉的灵敏性,这一特点为哺乳动物所特有;次生腭完整(图 11-151),以便在咀嚼的同时又能正常呼吸。

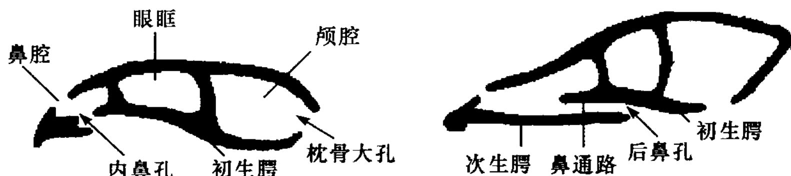


图 11-151　哺乳类次生腭的形成

② 躯干骨　哺乳动物的颈椎数目大多为7块,这是哺乳类的特征之一;第一、二块颈椎特化为寰椎和枢椎,这样可以大大提高头部活动的范围。胸椎12～15枚,两侧与肋骨相关节。荐椎多3～5枚,有愈合现象,构成对后肢带骨的稳固支持。尾椎数目不定甚至退化。

(2)附肢骨　四肢经历了扭转,后肢的膝关节角顶朝前,前肢的肘关节角顶朝后,四肢位于躯体下方,将躯体高高地抬离地面。肩胛骨十分发达而稳定,但乌喙骨已退化成肩胛骨上的一个突起(称乌喙突)。锁骨在善于奔跑(如马)、跳跃(如松鼠)等的动物中退化,而在攀缘(如猴)、掘土(如穿山甲)和飞翔(如蝙蝠)等类型中发达。哺乳类肩带的简化与运动方式的单一性有密切的关系。

陆栖哺乳动物适应于不同的生活方式,在足型上有跖行、趾行和蹄行性(图 11-152)。其中以蹄行性与地表接触最小,是适应于快速奔跑的一种足型。



图 11-152　哺乳类的足型

2. 肌肉　具特有的膈肌;头部有强大的咀嚼肌附着于颧弓;四肢肌肉更加发达有力,适应奔跑;皮肤肌发达,尤其是灵长类的面部表情肌;腹部的腹直肌仍保留原始分节状态。

3. 运动的多样性　空中飞行的翼手目蝙蝠,其前肢的掌骨和2～5指骨延长以支持躯干与前后肢之间的飞膜(皮肤延伸物),骨质轻而细,胸骨具龙骨突。在树干间滑翔的皮翼目鼯猴和啮齿目鼯鼠,体侧、四肢间延伸有被毛的皮膜。水中游泳的鲸目类,前肢成鱼鳍状,后肢退化,颈椎椎体扁平。水中游泳的鳍脚目类,四肢均成鳍状,五指(趾)间具蹼。陆地奔跑的,如奇蹄目的马,锁骨退化,四肢延长,第三指(趾)发达,其余退化。地下挖掘的,如鳞甲目的穿山甲,前肢爪长,尤其是中爪特长,锁骨和前肢骨发达。

总之,哺乳类的骨骼系统十分发达,支持、保护和运动的功能进一步完善;其演化趋势是:骨化完全,愈合和简化,中轴骨的韧性提高,长骨的生长限于幼年期(而爬行类的长骨终生生长)。

(四)消化系统

哺乳动物的消化系统,在结构上更加复杂,在功能上更加完善,大大提高了摄食和消化吸收的能力。

哺乳动物消化系统包括消化道和消化腺。消化腺包括大消化腺(三对大唾液腺、1个肝脏、1个胰腺)和小消化腺(数目众多的小唾液腺、胃腺和肠腺)。其主要特点是:

1. 口腔出现了物理性消化和化学性消化　口腔内具有肌肉发达的舌和异形、槽生齿,出现咀嚼和搅拌,使食物能进行物理性消化。牙齿的物理性消化作用是哺乳动物所特有的。唾液腺发达,分泌含有淀粉酶和溶菌酶(眼泪也含有溶菌酶)的唾液,使食物在口腔内有了初步的化学性消化,并有一定的免疫作用。

脊椎动物的牙是真皮和表皮衍生物,其结构如图 10-52,53 所示。釉质由外胚层表皮形成,象的门齿无釉质。齿质来源于中胚层的真皮。

牙齿(图 11-153)最能反映一个哺乳动物的食性、取食行为、生活方式以及相关的体型、代谢水平等特征,而且是重要的分类标志。哺乳动物的牙齿有三个特点:

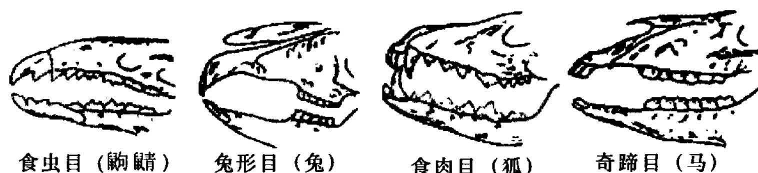


图 11-153 几种哺乳类的齿系

(1)槽生齿：脊椎动物的牙有侧生齿、端生齿、槽生齿三种类型，如图 11-154 所示，哺乳动物和爬行动物的鳄目动物都是槽生齿。

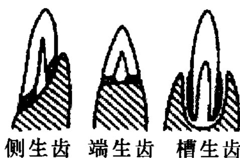


图 11-154 牙齿的类型

(2)异型齿：分化为门齿、犬齿、前臼齿和臼齿 4 种类型(图 10-52)，具有不同的功能：门齿又称切齿，有切割食物的功能；犬齿又称尖齿，有撕裂的作用；臼齿有咬、切、压、磨等多种功能。不同哺乳动物的齿式是特定的，如人和猴的齿式(上下颌一侧牙齿的数目及排列顺序)表示为：2/2、1/1、2/2、3/3；兔的齿式为：2/1、0/0、3/2、3/3。其中，分子的数字表示的是上颌齿的类型及其数目。

(3)再生齿：哺乳动物的牙齿从发育特征看，有乳牙和恒牙的区别。乳牙脱落以后即代以恒牙，恒牙终生不再更换。这与低等种类的一生多次换牙、随掉随生不同。哺乳类的臼齿无乳牙。

综观脊椎动物牙齿进化的历程是：由同型齿到异型齿，由多出齿到再出齿，由端生齿或侧生齿到槽生齿，由数目多而不定数到少而定数，由着生部位广泛到仅着生于上下颌。

2. 出现了次生腭和软腭 这一结构使口腔和鼻腔完全分开，有利于口腔的消化。次生腭又称硬腭，骨质；软腭是次生腭向后延伸的部分，柔软，呈肌肉质。

3. 消化道分化完全，消化和吸收面积扩大 哺乳类根据其食性分为 4 种：食虫类、食肉类、食草类和杂食类。其中，后三类是由原始食虫类辐射进化而来。消化道没有泄殖腔。消化道的分化及长短与食性密切相关。

(1)食虫类和食肉类 单胃；消化道短，仅为体长的 3～4 倍，如猫肠只有体长的 4 倍；盲肠退化。

(2)食草类 其食物中的大量纤维素必须依赖于大量的细菌、真菌和原生动物分泌的纤维素酶进行发酵分解，必须有一个发酵场所，即特别发达的盲肠或胃。食草类的肠特别长，可达体长的 20 多倍，如羊肠长达体长的 27 倍，这样便于有足够的时间对植物性食物进行充分的消化。

反刍类动物属于食草类中的一类，它们的胃特别发达，是复胃(又称反刍胃)：多室，由瘤胃、网胃、瓣胃和皱胃 4 室组成(图 11-155)。其中，前三个胃是食道的变形，只有皱胃是胃本体，能分泌胃液。食物在瘤胃和网胃中进行微生物发酵消化后，粗糙的食物上浮并刺激相应部位，引起逆呕反射，因而经食道返回口腔再次咀嚼；咀嚼后的细碎食物再经食道，通过瘤胃和网胃的底部进入瓣胃，最后到达皱胃。

反刍类动物是偶蹄目反刍亚目中的动物，如骆驼、鹿、长颈鹿、羊驼、羚羊、牛、羊等。

4. 代谢率与食量 恒温、高代谢率。代谢率和食量大小与种类、年龄和个体大小有关。如一只 3g 重的鼠与 5 吨重的大象比较，每克体重多消耗 30 倍的食物。

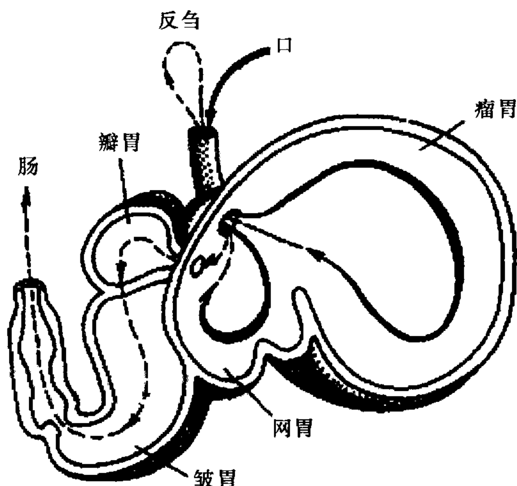


图 11-155 反刍类动物胃的结构

(五)呼吸系统

包括呼吸道和肺。由于次生硬腭和软腭的完善，使鼻腔和口腔完全分开，以便咀嚼与呼吸可同时进行。哺乳动物既有因为膈肌舒缩引起的腹式呼吸，也同时存在因为肋间肌舒缩引起的胸式呼吸。

(六)循环系统

心脏 4 室，完全双循环；成熟红细胞无核，呈双凹型，血红蛋白占红细胞重量的 2/3；体动脉弓仅左侧保

留；静脉系统的主干血管趋于简化：多数哺乳类仅保留右前大静脉（上腔静脉）和后大静脉（下腔静脉），肾门静脉完全退化，这样使血液减少通过毛细血管的次数而加快了循环，升高了血压。哺乳动物的淋巴系统极为发达。

（七）排泄系统

哺乳动物的代谢率很高，会产生大量以尿素为主的含氮废物，因而排泄系统既要担负对废物的及时排出，同时又要调节体内水盐的平衡。

泌尿系统是排泄系统的最主要部分。泌尿系统包括肾脏（为后肾）、输尿管、膀胱和尿道。

1. 肾脏　2 个，是泌尿系统的最重要器官。纵切面上可分为皮质、髓质和肾盂三部分；肾脏的结构和功能单位是肾单位。

肾单位：
- 肾小体：肾小球——毛细血管球；肾小囊。分布于肾皮质，通过将血液滤过作用后形成原尿
- 肾小管：主要分布于肾髓质；外缠丰富的毛细血管网，通过对原尿重吸收作用后形成尿液。不同生态环境的哺乳动物其肾小管的发达程度不同，因而肾皮质和髓质比例不同；耐旱动物的肾小管极为发达，重吸收能力极强，因而肾髓质的比例很大。

2. 膀胱　有暂存尿液的作用。

（八）生殖系统

1. 生殖器官和生殖周期

（1）生殖器官　哺乳动物均为体内受精。生殖器官的结构、功能与人类的类似，以下着重介绍不同于人类的一些重要特点。

阴茎：一些种类如食虫类、啮齿类、翼手类等阴茎中有阴茎骨存在，有增加其硬度的作用。有袋类雄性另有一根纯粹用来输送精液的分岔阴茎。

睾丸的发育条件：温度对于精子生成有显著影响。阴囊中的温度低于体腔 3～4℃，可以保证精子的生成、发育和存活。有的种类的睾丸终生下降于阴囊中，如有袋类、食肉类和灵长类，但这类在胚胎发育早期睾丸是位于腹腔内的，至后期才通过腹股沟管降入阴囊中；有的种类的睾丸在繁殖期下降于阴囊中，如啮齿类、翼手类等；少数种类的睾丸终生保留在腹腔内，如单孔类、鲸、象等。

子宫有多种类型：如图 11-156，原始类型为双体子宫，如啮齿类。较高等种类则为分隔子宫，如猪；双角子宫，如有蹄类、食肉类等；单子宫，如蝙蝠、灵长类，这类子宫的产仔数一般较少。

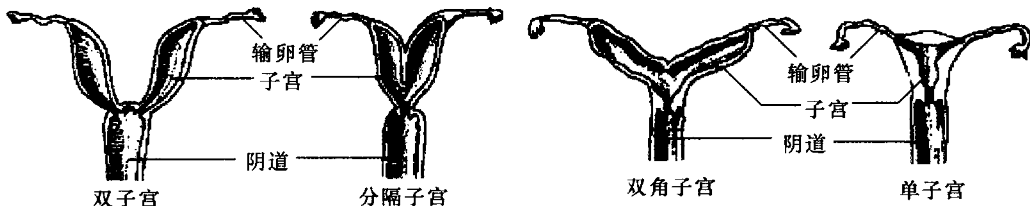


图 11-156　哺乳类子宫类型（剖面）

（2）生殖周期　又称性周期、排卵周期或动情周期，指上一次排卵结束到下一次排卵结束的周期。哺乳动物的性成熟与体成熟并不一致，体成熟较晚，只有在体成熟时受孕才有利于母兽和仔兽的生长发育。

大多数种类的雌性哺乳动物都有性周期，一年 1～2 个性周期，通常在春季或（和）冬季，如某些单孔类、有袋类、偶蹄类、食虫类。少数为多动情期，如啮齿类和灵长类：大家鼠的动情期为 4～5 天，人为 28 天。

雄性大多可在任何时间交配；而雌性通常在发情期（即排卵期）才有性欲，并在性周期中卵巢、子宫和阴道会发生周期性变化。

（3）影响生殖周期的因素　有内因和外因之分。

内因　是在神经系统的控制下，通过下丘脑和腺垂体的激素分泌来调控，这是主要方面。

外因　其作用机理类似于鸟类，外因主要包括营养、光照变化、异性刺激等方面。在营养充足的条件下，牛和羊从野生种类的单动情期改为多动情期。人工控制光照的改变，可诱使春季动情的狐、貂提前在冬季配种。异性刺激可产生类似激素（外激素）的效果，通过嗅觉引起反射。如兔的卵泡只有经过交配后 10

小时才能排卵;外激素是一种挥发性的物质,由一些皮肤腺所释放,对于哺乳类的性引诱、性成熟、母兽的性周期、妊娠以及母性行为等,都有显著影响。

2. 性成熟期 各种哺乳动物发育性成熟的年龄差别很大,一般大型的哺乳动物达到性成熟较晚。如大象 20~25 年才发育成熟,马 3~4 年,黄牛 1.5~2 年。小型的啮齿动物,如褐家鼠出生 3 个月、小田鼠仅 2 个月就发育成熟,进入繁殖期。

3. 繁殖季节 哺乳动物每年的繁殖时间,一般都遵循一定的季节,尤其是在寒带和温带地区栖息的动物,对季节性适应特别严格,一般情况是妊娠期较短的动物,每年春季交配,夏季或秋季分娩。妊娠期较长的动物每年秋季或冬季交配,来年夏季或秋季分娩。可以看出,仔兽出生日期恰好都是在温度适宜、食物丰富的季节。栖息在热带地区的动物,常年气候、食物等外界环境因素比较稳定,所以每年不同的季节均可产仔,尤其是早熟、多产的小型哺乳动物,每年可繁殖若干次。

4. 生殖方式 有三种类型。

(1)单孔类的产卵繁殖 鸭嘴兽的富有卵黄的卵在输卵管内受精后包上卵壳,然后产在巢内,经大约 14 天的孵化,幼兽出壳,裸露无毛,以舔食母兽腹部乳腺分泌的乳汁长大,大约 4 个月后开始独立生活。

(2)有袋类的胎生 为卵黄囊胎盘,由卵黄囊与母体子宫壁共同构成。这种胎盘使母体提供养分的能力极为有限,因而妊娠期很短。大袋鼠的妊娠期约 39 天,产出的胎儿仅相当于人类 6 至 7 周的胚胎大小,其胚胎的主要发育阶段在母兽的育儿袋中进行:新生幼仔产出后,立即爬入母兽的育儿袋中并衔住母兽腹部的乳头,吮吸乳汁继续发育。乳头一旦被衔住即在胎儿口中胀大以免脱落。

(3)真兽类的真正的胎生 胎儿在母体子宫内发育完全后产出。真兽类的妊娠期一般与动物个体的大小有关,个体大的其妊娠期也长。妊娠期短的动物如小田鼠只有 16~23 天,家兔 30 天,猫和狗 60 天,这些初生幼仔软弱无力,眼没有睁开,身体裸露,因此常常是在巢穴或杂草丛中产仔,以便得到保护和保暖。妊娠期较长的哺乳动物,如驯鹿 225 天,牛 280 天,马 340 天,象为 22 个月,这些初生幼仔发育良好,甚至初生落地不过几分钟或几小时便能跟随母兽到处漂泊了。但也有例外,最大的哺乳类须鲸仅有 12 个月了。

5. 交配对象的确定性与哺育后代的责任关系

(1)交配对象不确定 如袋鼠、海豚、黑猩猩等,抚育后代完全由母兽承担。

(2)交配对象确定或在一段时间内确定 如狼等犬科动物,雄性会参与后代的抚育。

(3)一雄多雌 如狮、大猩猩、鹿、海狮等社会性生活的哺乳动物,首领具有交配权和统治权。统治期一般不超过 2~3 年。更换统治者常通过雄性之间发生残酷的争斗来实现,之后常有杀死前任统治者婴儿的行为,以确保新任统治者基因有更多的机会得到延续。

(九)神经系统和感官

哺乳类具有高度发达的神经系统,主要表现在大脑和小脑体积的增大、神经细胞所聚集的皮层加厚和表面出现了皱褶(沟与回)。

1. 脑 低等陆栖脊椎动物如爬行类、鸟类的高级神经活动中枢——纹状体(基底核)在哺乳类中已显著退化;低等动物的古脑皮层在哺乳类成了嗅觉中枢;原脑皮层萎缩,主要仍为嗅觉中枢,称为海马。

大脑尤为发达,新脑皮高度发展,大脑表面形成许多沟与回,两大脑半球之间出现了横向联系的胼胝体(由神经纤维组成,是哺乳类特有的结构),成为高级神经活动的中枢。

中脑没有低等脊椎动物的中脑发达,部分功能已被大脑所取代。

小脑发达,首次出现了小脑半球,有完善的协调动作和姿势的功能。

脑神经 12 对。脑内具有脑室,与脊髓的中央管相通连。

2. 感觉器官 感觉器官极为敏锐,眼、耳、鼻等器官发达,能对外界的刺激作出迅速的反应。这对于远距离定向、定位都有着积极意义。

(1)耳 耳是位听器官。独特的结构是:外耳出现耳廓;中耳的听小骨有 3 块:镫骨、砧骨和锤骨;内耳的耳蜗管呈螺旋状。

(2)回声定位 蝙蝠和鲸类具有。鲸类能发出像光束一样的低或高频声波脉冲,当它被反射回来时,能提供它所遇物体的方向、距离、运动速度以及形状等信息,接收声波的是耳。蝙蝠由喉部发出超声波通过嘴或鼻子发出,由内耳接受回声。海豚的超声波来自喷气孔附近,头部的头骨、气室以及脂肪质的额隆将超声波聚集成束,并发出体外,而由下颌骨接受反射的回声,最后传至内耳(图 11-157)。

(3)鼻　哺乳类的鼻由于发达的鼻甲骨的存在,便于嗅黏膜的附着,面积扩大,因而具有敏锐的嗅觉。

(4)眼　哺乳类的视觉敏锐,但辨色能力一般较差,这是因为哺乳动物大多是夜行性的,缺乏视锥细胞,它们所见到的世界多是灰色的。但灵长类由于有丰富的视锥细胞而色觉敏锐。

至于神经系统和感觉器官具体的结构和功能,详见第十章第十三节"神经系统"。

综上所述,哺乳动物的主要生物学特征是:全身被毛,具汗腺;胎生具胎盘(单孔类卵生除外),哺乳(具乳腺);具有肌肉质横膈;头骨合颞窝型,双枕髁;具有完整的次生硬腭和肌肉质的软腭;下颌为单一齿骨,齿骨上着生槽生异型齿,为再生齿;颈椎恒为7块(极少数例外);大脑发达且机能皮层化,发展了新小脑;发展了外耳壳,听小骨3块;四肢经扭转位于身体腹面;心脏4腔,成熟红细胞无核,保留左体动脉弓;肺泡是气体交换的具体场所;体温恒定。

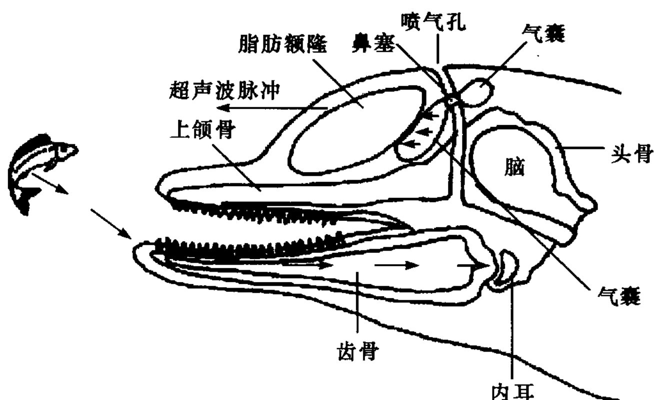


图 11-157　海豚头部的回声定位系统

二、哺乳纲的分类

分三个亚纲:原兽亚纲、后兽亚纲和真兽亚纲。

(一)原兽亚纲

原兽亚纲动物又称单孔类,起源于1.3亿多年前,是现存哺乳类中的最原始类群,具有一系列接近于爬行类和不同于高等哺乳类的特征。除上述特征以外,单孔类还表现为:哺乳,身体被毛,口缘无肉质的唇而有角质的鞘,无齿,产具壳的多黄卵;在吻部具有电接受器官用于搜寻食物;雄兽不具阴茎。

单孔类仅有3个种,其中2种是针鼹,另一种是鸭嘴兽。针鼹的身体背部毛中夹杂着针刺,角质的吻部为管状,舌长而有黏性,用以取食蚂蚁、白蚁等昆虫。腹部有皮肤囊,用以孵卵,完全陆生,善掘土。

鸭嘴兽喜水栖,多居住在河岸上,具有宽而扁的"鸭嘴",适宜在水中取食软体动物、昆虫幼虫和其他水生无脊椎动物,指(趾)间具蹼,无耳壳;幼仔吸食母兽腹部乳腺分泌的乳汁长大,四个月后独立生活。

(二)后兽亚纲

又称有袋类,除上述特征以外,有袋类还表现为:在腹部具有育儿袋,产出的发育不完全的胎儿必须在育儿袋中吮吸母乳而继续发育。有袋类约有270多种。

(三)真兽亚纲

又称有胎盘类,最早的真兽类出现于7000万年前白垩纪的蒙古地区,然后向地球上的各个角落扩散。在新生代各种类型的真兽类雨后春笋般出现,有许多较低等有袋类和单孔类也随之被淘汰。现在的真兽类有4000多种,被分为19个目。现将三个亚纲的主要特征归纳为表11-11。

表 11-11　哺乳动物三个亚纲的主要特征

	原兽亚纲(单孔类)	后兽亚纲(有袋类)	真兽亚纲(有胎盘亚纲)
生殖方式	卵生	胎生,但无真正胎盘	真正的胎生
生殖孔类型	属泄殖腔孔	独立的生殖孔	独立的生殖孔
乳头	无	有	
大脑半球	不发达,且无胼胝体		发达,有胼胝体
体温	26～35℃	33～35℃	37℃左右
分布	澳洲	主要在澳洲及其岛屿	全球
主要类群	鸭嘴兽、针鼹	袋鼠、袋熊	见下面介绍

1.食虫目　为真兽亚纲最早出现和最原始的动物。保留有退化的泄殖腔,体温要比其他胎盘动物低得多;个体一般较小,吻部细尖,适于食虫;四肢多短小,指(趾)端具爪,适于掘土;主要以昆虫及蠕虫为食;大多为夜行性。如刺猬、鼹鼠。

2.翼手目　是哺乳动物中唯一能飞的动物。前肢特化,指骨特别延长;由指骨末端至肱骨、体侧、后肢及尾间着生有薄而柔韧的翼膜,借以飞翔;胸骨具龙骨突,锁骨发达。齿尖锐,多食虫,少以果实为主食。夜行性。如蝙蝠。

3.灵长目　为树栖类群。眼和脑很大,两眼前视,视觉发达,嗅觉退化;手可以抓握东西,拇指与其他四指相对,多数种类的指(趾)甲代替爪;手掌(及跖部)裸露;雌性有月经。退化群栖,杂食性。本目代表种类有:

卷尾猴科　鼻间隔宽阔,左右鼻孔距离甚远且向两侧开口;拇指(趾)不能与他指(趾)相对;口内不具颊囊;臀部不具臀胼胝。如白毛卷尾猴。

猴科　鼻间隔狭窄,鼻孔向下开口。拇指(趾)能与它指(趾)相对。尾不具缠绕性。多具颊囊和臀胼胝。脸部有裸区。后肢一般比前肢长。如猕猴、金丝猴等。

长臂猿科　具有狭鼻类的共同特征。臂特长,站立时手可及地。无尾,具小的臀胼胝,不具颊囊。如黑长臂猿。

猩猩科　与长臂猿科类似,但体型较大,不具臀胼胝,前肢长可过膝,耳与脸部少毛。大脑发达,行为复杂,在分类地位上接近人类。如猩猩、黑猩猩和大猩猩。

人科　直立步行,臂不过膝,体毛退化,手足分工。大脑极为发达。有语言。劳动和语言使人类与猿类有本质的不同。具有社会性和阶段性。

4.鳞甲目　全身被以鳞甲,鳞片间杂有稀疏硬毛;吻尖舌发达,无齿;前爪极长,适于掘蚁穴、舐食蚁类等昆虫。如穿山甲。

5.兔形目　上颌有2对前后着生的门齿(称重齿类),无犬齿,门齿与前臼齿之间有一宽的齿间隙,便于食草时泥土等杂物溢出;上唇具有唇裂;善跳跃。草食性。如草兔。

6.啮齿目　本目为哺乳类中种类及数量最多的一个类群(约占种数的1/3)。上、下颌各有一对门齿,终生持续生长,用于啮咬;无犬齿,在门齿和臼齿间有一很宽的齿间隙。如松鼠、家鼠、豪猪、跳鼠。

7.食肉目　猛兽类。门齿小、犬齿强大而锐利,上颌最后一枚前臼齿和下颌第一枚臼齿的齿突如剪刀状相交,特化为裂齿(食肉齿)。四肢的趾端具锐爪。我国的常见代表有:

犬科　体型似犬,颜面部长而突出,四肢适于奔跑,后足常具4趾,爪钝、不能伸缩。肉食性。如犬、狼、豺、豺貉。

猫科　中大型兽类。头圆吻短,后足4趾,爪长,多数善于攀缘及跳跃,以伏击方式袭杀其他热血动物。裂齿及犬牙均发达。著名种类有狮、虎、豹、猞猁等。

此外,常见的还有熊科的黑熊,鼬科的黄鼬(黄鼠狼)、獾、水獭,大熊猫(科)等。大熊猫(科)以竹叶为主食,是食肉目中的素食种类。

8.鲸目　水栖。前肢鳍状,无后肢,具背鳍和水平的叉状尾鳍;有些种类有牙、其他的用腭上的鲸须过滤浮游生物;体毛退化,仅胎儿头部具毛;皮脂腺消失;皮下脂肪增厚。肺具弹性,体内有能贮存氧气的特殊结构,15分钟至1小时呼吸一次。如白鳍(暨)豚、海豚、蓝鲸(为哺乳动物中体型最大者)。

9.鳍脚目　海产兽类。四肢均为鳍状、趾间具蹼。如海豹。

10.长鼻目　上颌的一对门齿成为象牙;鼻子和上唇伸长形成象鼻,有取食的作用;体毛退化。植食性。为陆生哺乳动物中体型最大的动物,如亚洲象。

11.偶蹄目　第三、四趾尤为发达、有蹄,其余各趾退化。如野猪、梅花鹿、牦牛、黄牛、水牛、山羊、骆驼、河马。

12.奇蹄目　草原奔跑兽类。第三趾尤为发达、有蹄,其余各趾退化或消失,趾(指)端具蹄。如野马、非洲犀牛、马、野驴。

13.海牛目　适于海洋生活的有蹄动物。如儒艮。

三、哺乳动物的迁徙与冬眠

（一）迁　徙

由于地理环境的限制，哺乳类的迁徙较为困难，因而迁徙的种类不多。著名的例子是北美洲的驯鹿群的迁徙和海豹的迁徙。

1. 驯鹿群的迁徙：往返于相距 800 多千米的北美洲和北冰洋沿海之间。

北美洲 $\underset{7\text{月底}}{\overset{4\text{月下旬}}{\rightleftharpoons}}$ 北冰洋沿海地区（水草丰美，产仔）

2. 海豹的迁徙：

北美洲西南沿海 $\overset{2\text{月早春}}{\rightleftharpoons}$ 普里比洛夫群岛（产仔后并与雄性交配）

蝙蝠与鲸也有迁徙的习性。

（二）冬　眠

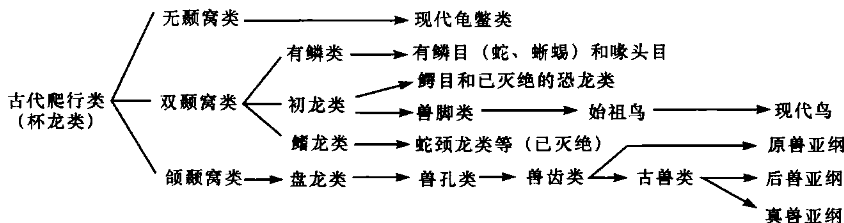
与变温动物的蛰眠不同，分两类：

1. 真正的冬眠　如单孔类、有袋类、食虫类、蝙蝠类、鼠类及灵长类中的个别种类，在冬季体温可降低到接近环境温度（几乎 0℃），机体呈麻痹状态，在环境温度进一步降低或升高到一定温度时，体温可迅速上升到正常水平。

2. 半冬眠型　如熊类、黄鼠狼等动物，在寒冷季节，机体全身呈麻痹状态，但体温不降低或降低少许，易觉醒。

四、哺乳动物的起源和进化

哺乳类起源于古代似哺乳类的爬行动物，时间大约是在距今 2.25 亿年前的中生代三叠纪，具体可归纳如下：



哺乳类的进化，与爬行类、鸟类一样，都是辐射式的进化。

第十二章　动物体的生命活动

动物体生命活动的核心是新陈代谢；最终目的是生殖，以便自己的基因能在后代中得到永续；要确保新陈代谢和生殖的进行，动物身体必需有必要的支持和运动，以及调节与稳态。以下就按照这四个方面对动物体生命活动展开讨论。

第一节　动物身体的支持和运动

一、动物身体的支持

动物界中支持骨架有 3 种形式：流体静力骨骼、外骨骼和内骨骼。自软体动物开始，骨骼系统支持动物的身体，提供肌肉附着点以及保护体内脆弱的器官；动物的运动是由骨骼和骨骼肌共同来完成的。

（一）流体静力骨骼

原生动物、蠕虫、腔肠动物、软体动物和环节动物等具有流体静力骨骼，即一个由流体充满的囊，液体不能被压缩，因而提供了极好的支持，如环节动物的充满流体的体腔。但没有固定的形状，动物依赖体壁中的肌肉维持体形，而肌肉收缩的力量是作用在充满流体的腔上的。如蚯蚓在运动时，当环肌收缩，纵肌因体内流体的压力而伸展，身体变长；然后纵肌和环肌交替收缩，身体向前运动。

（二）外骨骼

外骨骼指软体动物的外套膜向外分泌形成的碳酸钙成分的贝壳，以及节肢动物具有的以几丁质为主要成分的体表。具有外骨骼的动物，其肌肉附着在外骨骼的内表面。外骨骼为非细胞结构，由外胚层发育而来的细胞所分泌的分泌物组成。

（三）内骨骼

脊椎动物具有中胚层发育而成的、位于体内的内骨骼；在无脊椎动物中，海绵动物、软体动物的头足类和棘皮动物也存在内骨骼。肌肉附着在内骨骼的外表面。内骨骼由软骨和硬骨组成，不仅支持和保护身体和内部器官，也是机体最大的钙库。内骨骼由细胞及其间质构成。

1. 脊椎动物骨骼的演变　①脊索是原索动物的支持结构。在低等脊椎动物圆口类的身体中，脊索仍为主要的支持结构。②软骨是低等动物（如软骨鱼）骨骼的主要成分，柔软而富有弹性。③硬骨是硬骨鱼及更高等的脊椎动物的主要支持结构。

活的骨骼组织具有三个重要特性：①不断生长且不停止功能的执行；②有极好的修复能力；③有惊人的适应环境的能力，可缓慢改变结构和所含物质以适应环境。这些特性保证了生命活动的持久性。

2. 脊椎动物的骨骼系统　在以脊索为主要支持结构的圆口类中出现了雏形脊椎骨。鱼类开始具有典型脊柱，从而代替了脊索。两栖类开始具有典型的五趾型四肢，爬行类出现胸廓，直到哺乳类。

脊索在所有脊椎动物胚胎期中存在，在一些成体动物中仍留有残余。

二、动物身体的运动

动物身体的运动方式有原生质的变形运动、鞭毛及纤毛的运动，还有肌肉运动。变形运动指伪足的运动方式，伪足由原生质的流动而形成，可改变形状；伪足的形成由细胞质内微丝决定，微丝的滑动引起伪足的运动。鞭毛的摆动是对称的，包括几个左右摆动的运动波，纤毛的运动呈波状依次进行（图 12-1）。

运动是肌肉的最主要机能，此外肌肉还有维持身体姿势和产热等重要功能。肌肉的运动是靠每一个肌

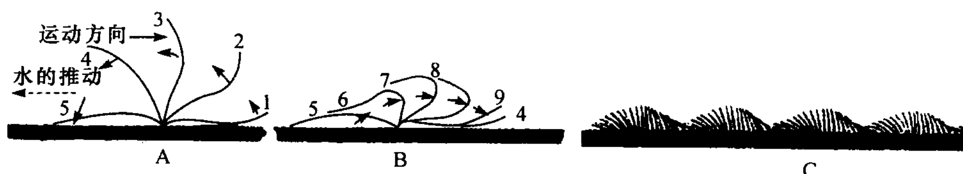


图 12-1　纤毛运动(1～9 示纤毛运动顺序)
A. 纤毛的推动　B. 每行的恢复运动　C. 体表纤毛波浪状运动

纤维(又称肌细胞)的收缩和舒张来实现的。

(一)肌细胞的进化

无脊椎动物中,腔肠动物的表皮细胞中已出现了肌细胞,由于兼有上皮细胞的作用,故称皮肌细胞;在扁形动物中首次出现了中胚层,并由中胚层发育产生了平滑肌的肌细胞;骨骼肌出现在软体动物和节肢动物中,同时也有平滑肌。脊椎动物有横纹肌(骨骼肌与心肌)和平滑肌。

(二)神经肌肉接点

运动神经轴突伸入肌肉时,末端伸出髓鞘之外而分成多支,每支的末端为运动终板,与肌纤维以突触的形式相连,形成一个神经肌肉接点(图 12-2)。这种突触的递质是乙酰胆碱。乙酰胆碱能引起骨骼肌收缩,但抑制心肌收缩。

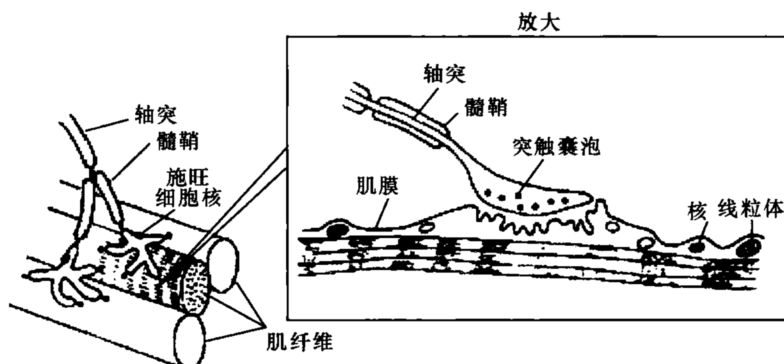


图 12-2　神经肌肉接点

一个神经元可支配多个肌纤维。一个神经元和它所支配的肌纤维组成一个运动单位。肌肉所含运动单位的多少和每一运动单位中肌纤维的多少、与肌肉所承担的任务精密程度有关。如眼球肌的运动单位多,但一个运动单位只有两三个肌纤维;而肱三头肌的运动单位少,但一个运动单位就含有 1000 多个肌纤维。

(三)肌肉的收缩

1. 单肌收缩　将蛙的腓肠肌—坐骨神经取出放在等渗的任氏液(0.7%NaCl 溶液)中,给神经一个电刺激,腓肠肌即收缩一次,然后恢复原状。用仪器可将收缩曲线记录下来,即单肌收缩曲线(图 12-3A)。

2. 全或无反应　刺激引起单个肌纤维的反应,刺激要么有效、要么无效,没有高效和低效之分,肌细胞每次收缩的幅度和速度相等,这就是全或无特性。单个神经元对于刺激也有全或无的特性。

3. 收缩的总和　单个肌纤维受运动神经的刺激产生一个全或无的收缩,叫单收缩。对于一块肌肉来说,收缩幅度有大小上的差异,收缩力量也可以有大小的不同。控制肌肉的运动神经的动作电位,其频率可能不同,这是造成完整的一块肌肉有分级收缩的因素之一。

(1)肌肉收缩的幅度由时间性总和决定　单个动作电位造成一个单收缩。如果第二个动作电位在第一个反应完成之前被触发,张力可以叠加,而形成一个较大的反应。这种现象称为收缩的总和。如果一系列动作电位到达肌肉细胞,肌肉张力的总和水平则取决于刺激的频率。如果频率足够大,单收缩变得模糊,收缩曲线成为一条平滑的线,肌肉的张力达到最大(图 12-3D),称为强直收缩。这种由于动作电位连续快速

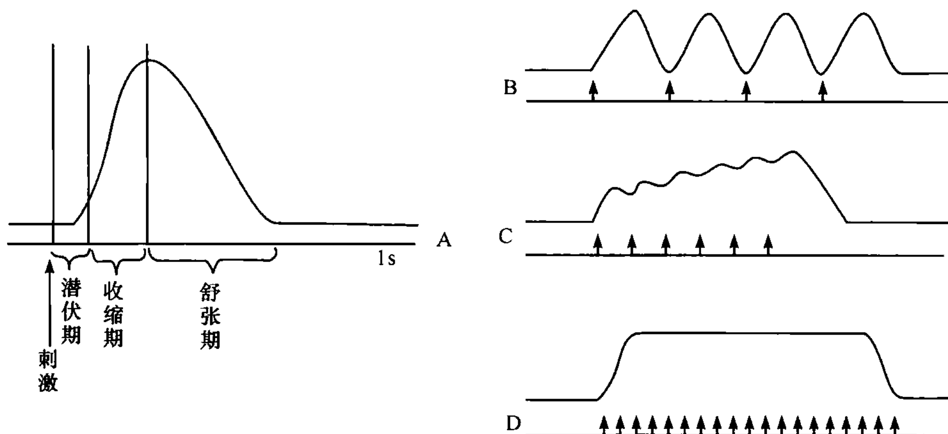


图 12-3　单肌收缩曲线

A. 单肌收缩，箭头为刺激　B. 每秒刺激两次（箭头）的收缩

C. 收缩的总和，每秒约刺激 6 次　D. 强直收缩，每秒约刺激 20 次

地到达而造成的收缩的总和就是收缩的时间性总和。

（2）肌肉收缩的力量由空间性总和决定　造成一块完整肌肉的收缩具有不同等级的另一个因素，是被启动的运动单位的数目以及启动的每一个运动单位所包含肌纤维的数目。肌肉张力的逐步增加也可能是由于越来越多的肌肉的运动神经被启动。这种由于不同运动单位收缩的叠加是收缩的空间性总和。

4. 肌纤维的收缩机制

（1）骨骼肌纤维的超微结构　包括显微结构和亚显微结构。

①显微结构　每一肌纤维是一多核的细胞，多核分布于肌纤维的质膜附近，细胞质中含有 1000～2000 条紧密平行排列的细丝，即肌原纤维（图 12-4）。肌原纤维的排列很整齐，一块肌肉中不同肌纤维的肌原纤维彼此间排列也是"看齐"的，因此骨骼肌显示出了整齐的相间排列的明带（简称 I 带）和暗带（简称 A 带）。

横穿 A 带的中间，有一个不甚致密的狭窄区，称为 H 区。H 区的正中央有一致密的横线，即 M 线，将 H 区分为相等的两半。I 带的正中央有一条横线，即 Z 线，将 I 带分为相等的两半。一个 A 带加上前、后各半个 I 带，即从 Z 线到 Z 线，构成一个肌节。一个肌节的长度约为 2500nm。

②亚显微结构　每一肌原纤维是由许多纵向、更细的肌丝所组成的，肌丝有粗、细两种。

细肌丝是一种肌动蛋白丝（即微丝，图 12-5A），各种肌动蛋白分子的差异很小，其相对分子质量约为 41800；细肌丝从肌节两端的 Z 线走向肌节中央，进入 A 带后，终止于 H 区的边缘（图 12-5D）。

粗肌丝的基本组成单位是肌球蛋白丝，肌球蛋白分子不像肌动蛋白分子保守，种类较多；肌球蛋白的相对分子质量约为 50000，成长杆状，由两个相同的长多肽链（称重链）和两对大小不同的短肽链（称轻链）组成，如图 12-5B 所示：两个重链呈 α 螺旋，其一端两链分开，各与两个不同的轻链结合成一个球形的头。粗肌丝是由上百个肌球蛋白分子组成的分子束（图 12-5C），束中分子的排列都是尾部朝向 A 带的中央，即 H 区；H 区中央有一 M 线，M 线蛋白有连接相邻粗肌丝的作用；它们的头都朝向 I 带（图 12-5D）。粗肌丝只分布在 A 带，贯穿 A 带的全长。

从肌原纤维的横切面（图 12-4E）上可以看出，在 A 带的致密部分，每一条粗肌丝的外周有 6 条细肌丝接触，每一细肌丝的外周有 3 个粗肌丝。这种分子间的接触，是完成肌肉收缩的必要步骤。

骨骼肌纤维中有很多的线粒体和发达的内质网。线粒体为肌肉收缩时供给能量（ATP）。骨骼肌的内质网称为肌质网，分布在每一条肌原纤维的周围。肌肉收缩时需要的 Ca^{2+} 由肌质网供给。

（2）肌肉收缩的过程　一块骨骼肌的收缩来自构成骨骼肌纤维的收缩。肌纤维的收缩是肌纤维中肌原纤维收缩的结果，而肌原纤维的收缩又来自于构成肌原纤维各肌节的共同缩短。肌节是肌原纤维收缩的单位。肌节缩短时，A 带不缩短，A 带中央的 H 区和 I 带缩短了。如果收缩很强，H 区和 I 带甚至可以全部消失（图 12-5E）。肌节缩短的这一过程，可用"滑行学说"来解释。

滑行学说：每一粗肌丝的周围有 6 条细肌丝，粗肌丝的头连到这些细肌丝上。肌肉收缩过程中，粗肌丝

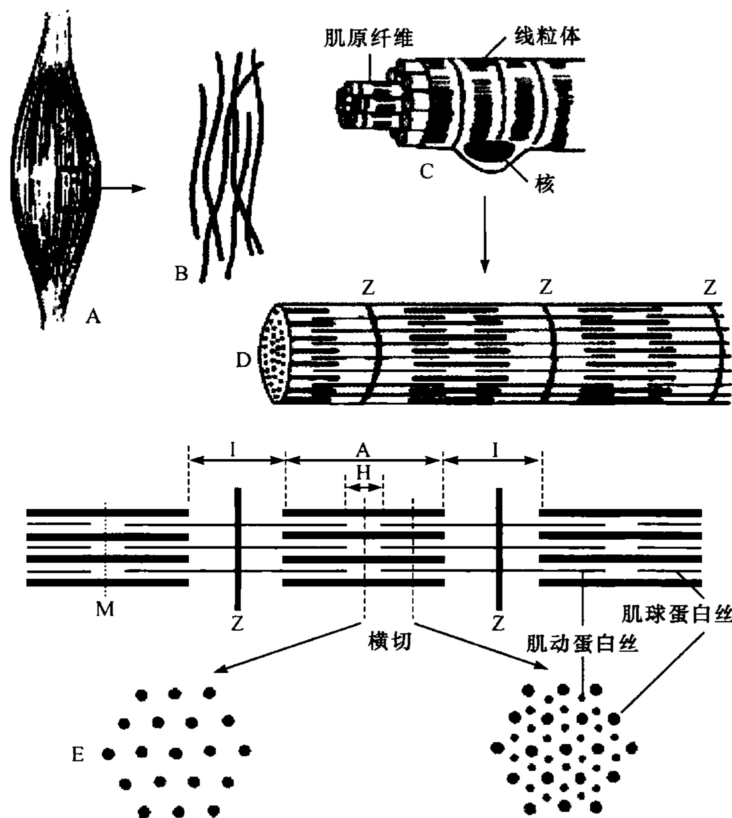


图 12-4 骨骼肌结构

A. 一块肌肉 B. 离析的肌纤维 C. 肌纤维含多个肌原纤维

D. 肌原纤维的两个肌节 E. 肌原纤维的横切面，示两种肌丝

的头与细肌丝之间存在着结合、划动和分开三个基本步骤(图 12-5D)。

①粗肌丝头部与肌动蛋白结合：肌球蛋白头部被 ATP 磷酸化富有能量后便具有了一种构象 A，并能与肌动蛋白结合。

②粗肌丝的头部的划动：头部具有构象 A 的粗肌丝与细肌丝结合并释放 Pi，头部的构象 A 又变化为构象 B，从而实现粗肌丝头部的划动。

③粗肌丝的头与细肌丝之间的分开：在划动的同时，粗肌丝头部的 ATP 酶位点被暴露出来，ATP 结合到头部又引起头部构象变化为 C 状态而促进头部与肌动蛋白分离。

如此反复进行的结合、划动、分开，再结合、再划动的过程，最终使细肌丝移向 H 区，实现了肌节的缩短。

可见，粗肌丝头部与细肌丝之间的结合、划动和分开，实质上是构象变化的结果。肌节的收缩并不是粗肌丝和细肌丝的缩短而是相互的滑行。ATP 水解供能发生在粗肌丝游离的头部而不是划动的过程。

(3)骨骼肌收缩的调节　肌肉收缩主要受原肌球蛋白与肌钙蛋白的调节。原肌球蛋白沿细肌丝排列，有封闭细肌丝上与粗肌丝头部相结合的位点的作用。原肌球蛋白分子上附有肌钙蛋白，当神经冲动从神经一肌肉接点传到肌膜时，引起肌膜去极化，此时肌质网迅速释放大量 Ca^{2+}，Ca^{2+} 和肌钙蛋白结合并使肌钙蛋白构象发生变化，以致原肌球蛋白发生位移，从而暴露出细肌丝上可与粗肌丝头部相结合的位点，因而肌肉能发生收缩。

平滑肌和心肌都含有肌球蛋白和肌动蛋白。它们的收缩机制和骨骼肌相似，也是滑行的。

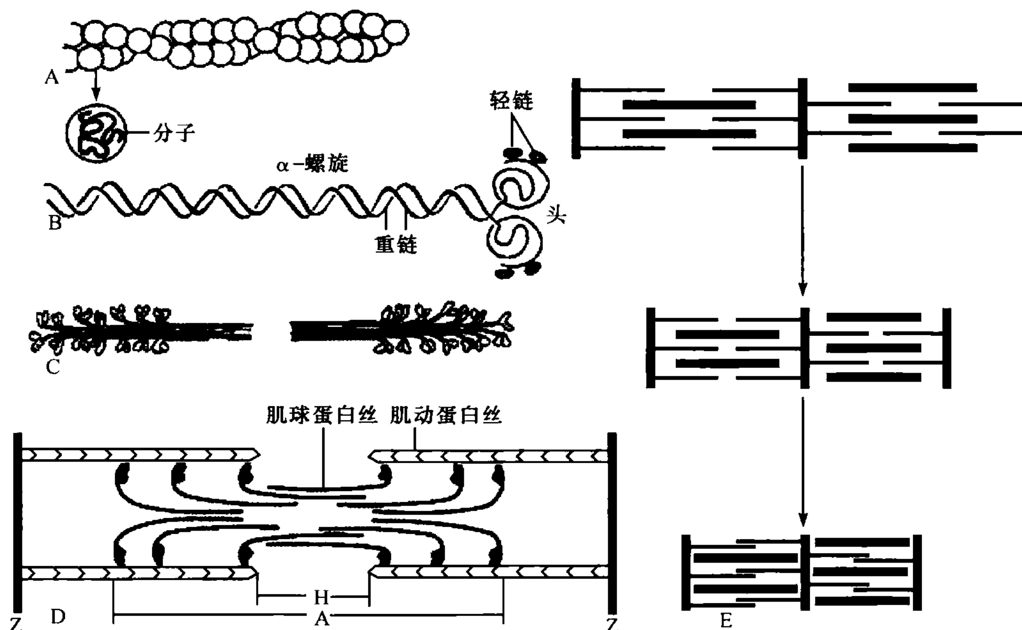


图 12-5　骨骼肌收缩图解

A. 肌动蛋白丝(细肌丝)　B. 肌球蛋白分子　C. 由肌球蛋白分子组成的粗肌丝

D. 粗细肌丝在肌节中的排列,注意肌球蛋白的头部与肌动蛋白丝构成桥(X 形)　E. 收缩图解

第二节　动物体的新陈代谢

动物体的新陈代谢包括动物体与外界进行物质和能量的交换,以及在体内的物质运输和细胞代谢的过程。其中,细胞代谢已于第四章中作了详细介绍。其他过程包括消化和营养、呼吸、循环和排泄。

一、消化和营养

(一)消化道的神经支配

支配消化道的神经既有自主神经,也有内在的独立的神经系统,即内在神经丛。除口腔、食管上段及肛门括约肌以外,整个消化道都受到交感神经和副交感神经的双重支配,其中以副交感神经的作用为主。这里的副交感神经主要来自于迷走神经。内在神经丛又称肠神经系统,包括感觉、中间和运动三种神经元,约 10^8 个。肠神经系统形成一些相对独立的完整反射弧,以完成局部的胃肠反射活动,但这些反射活动往往受到自主神经的影响。

(二)消化道的内分泌功能及调节

1. 胃肠内分泌的调节　调节消化器官活动的体液因素主要是胃肠激素,这些激素大多由胃肠道黏膜内的内分泌细胞所分泌,其化学本质是肽类。消化道的内分泌细胞有 40 多种,分布分散,数目巨大,大多数内分泌细胞的刺激直接来自于消化道腔的食物及其消化产物的成分、pH 和机械等理化刺激,少数刺激来自于神经或局部组织液的变化。胃肠激素的作用途径具有内分泌、旁分泌、腔分泌和神经分泌等四种。

2. 胃肠激素的作用　胃肠激素有促胃液素、促胰液素、胆囊收缩素、抑胃肽和生长抑素等,它们与神经共同调节消化腺和多种内分泌腺的分泌及消化道的运动。

(三)食物的消化

1. 消化的概念　消化就是将食物中不能被吸收的大分子物质水解成可被吸收的小分子及其离子物质的过程。

2. 消化的类型 按消化的场所的不同，可分为细胞内消化和细胞外消化。原生动物进行的是细胞内消化。真后生的多细胞动物则出现了或简单或复杂的消化腔，食物除了原始的细胞内消化外，还出现了在消化腔中的细胞外消化。无论是从消化食物的种类还是消化的速率来讲，细胞外消化都比细胞内消化有更多的优势。

按消化性质的不同，又可分为物理性消化和化学性消化。牙齿对食物的咀嚼（哺乳动物）、消化道蠕动促进食物与消化液的混合等都属于物理性消化，咀嚼还能反射性地引起胃、胰、肝和胆囊的活动。通过酶的催化作用，使食物中的大分子营养物质水解成可以被吸收的小分子物质的过程是化学性消化。

3. 人体内的化学性消化

（1）唾液的消化 唾液含有消化淀粉和糖原的淀粉酶，能将淀粉和糖原消化水解成麦芽糖。由于食物在口腔中停留的时间很短，淀粉酶起催化作用的场所主要不在口腔而在胃。虽然唾液淀粉酶的最佳 pH 值在 6.6 左右，而胃腔中的 pH 值在 1.8 左右，但由于口腔吞咽到胃里的是食团，胃液要渗入食团需要 15～30 分钟。据实验得知，食物中的淀粉有 60%～70%是在胃中被唾液淀粉酶水解的，其余的被胰淀粉酶在十二指肠中消化。

唾液分泌的调节是通过神经系统的条件反射或非条件反射来实现的。副交感神经起主要作用，它兴奋时引起唾液分泌的量和酶量较多而黏蛋白较少；交感神经兴奋时所起的作用相反。

很多肉食性哺乳动物，如狗的唾液中不含淀粉酶。

（2）胃中的消化 胃中有唾液淀粉酶对淀粉和糖原的初步消化（如上所述），有胃蛋白质酶对蛋白质的初步消化产生多肽，有脂酶对脂类物质的消化。

①胃液的成分和作用 具体见表 12-1 和图 12-8。无脊椎动物的蛋白酶都是需要碱性环境的。需要酸性环境的胃蛋白酶只存在于脊椎动物中，这可能与脊椎动物吃带骨的食物有关，是进化的结果。

消化道黏膜是细胞构成的，为什么黏膜细胞的蛋白质不会被蛋白酶所消化呢？对于胃来说，可能的原因有：a. 胃分泌的是没有活性的胃蛋白酶原，只有遇到盐酸之后才被激活成为胃蛋白酶；b. 黏膜的一些细胞分泌黏液（含有糖蛋白）和 HCO_3^-，并在胃黏膜表面共同形成一层凝胶层（即黏液一碳酸氢盐屏障），HCO_3^- 和胃腔中的 H^+ 在凝胶层中扩散很慢，致使黏膜表面的 pH 约为 7，而胃腔中的 pH 约为 2，如图 12-6。如果没有这层黏液凝胶层，胃蛋白酶与黏膜接触就会造成黏膜溃疡。胃液中的胃蛋白酶原、盐酸、黏液、碳酸氢盐等成分由胃黏膜上皮的不同细胞所分泌。

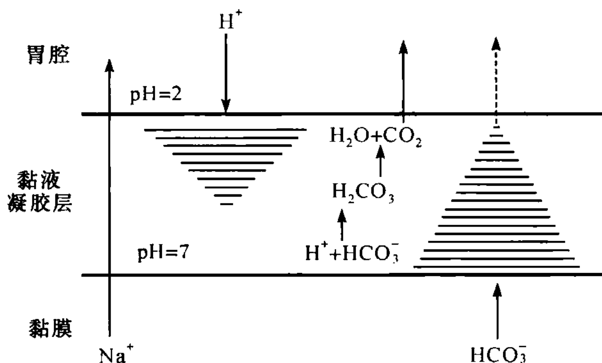


图 12-6 胃内的黏液一碳酸氢盐屏障

②胃液分泌的调节 在空腹时，胃只分泌少量的胃液，但强烈的情绪刺激可使此时的胃液明显增加，且酸度高、胃蛋白酶量大。进食后，尤其是蛋白质类食物进入胃后，通过神经和激素的共同作用，特别是激素如促胃液素的作用，使胃液大量分泌，如图 12-7。但是，如果胃酸分泌过多，会通过影响相关激素的分泌而抑制胃液的分泌；食物中的脂肪及其消化产物在十二指肠中，可能通过“肠抑胃素”（可能是几种激素）的分泌而抑制胃液的分泌。胃液分泌同时受神经和激素双重调节的原因是，一个胃腺细胞的质膜上同时具有接受乙酰胆碱的受体和相关激素的受体。

1889 年俄国生理学家巴甫洛夫用狗做实验发现，狗只要看见鱼肉等食物，即使不吃，胃液分泌也会增加。同时还发现，食物在进入胃幽门部和小肠上部接触到胃壁和小肠黏膜，就会引起胃液的大量分泌，即使是切除了神经的胃在这种情况下也仍然能够分泌。

③胃的运动 其形式有：容受性舒张、紧张性收缩和蠕动。前者是由于刚进食时，食物对口、咽和食管等处的感受器刺激，反射性地引起胃体的平滑肌舒张，胃容积从空腹时的 50mL 增加到 2000mL，这样有利于进食贮存。紧张性收缩是指胃壁平滑肌缓慢而持续的收缩，蠕动的幅度较大，都能促进胃液渗入食物。蠕动促进胃排空。

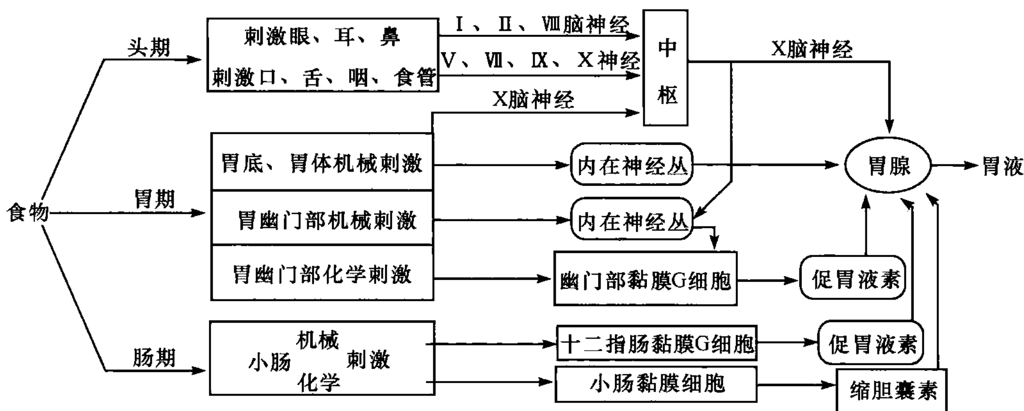


图 12-7　胃液分泌的调节

食物由胃排入十二指肠的过程称为胃排空。在三种主要食物成分中，以糖类排空最快，蛋白质次之，脂肪最慢；混合食物由胃全部排空的时间约为4～6小时。胃的排空速度既有神经的作用，也有激素的调节，但诱因都是食物成分、pH值和机械压力等。

(3)小肠中的消化　小肠是最重要的消化器官。胃中被部分消化的食物进入小肠后，它的胃酸刺激消化腺的分泌，各种消化酶集中于小肠之中消化食物。这些消化酶来源有三：胰脏、肠腺和小肠绒毛表面的上皮细胞。

①胰液　胰脏内有外分泌部细胞和内分泌部细胞，内分泌部细胞多个聚集成一团，各个细胞团分散在外分泌部细胞之间，称为胰岛，有分泌胰岛素、胰高血糖素和生长抑素的作用；外分泌部细胞更多，分泌的胰液通过胰管排入十二指肠。

胰液的主要消化酶及其作用见表12-1，不过刚分泌出来的胰蛋白酶原和胰糜蛋白酶原都是没有活性的。胰蛋白酶原只有进入小肠后遇到小肠腺分泌的肠激活酶才成为有活性的胰蛋白酶，而胰蛋白酶又能激活胰糜蛋白酶原为胰糜蛋白酶。脂肪分子先被胆盐乳化成可溶于水的脂肪小微粒，再在胰脂肪酶的催化下有不同程度的消化，但都可以直接吸收或胞饮吸收。

胰液的分泌受到神经系统和小肠黏膜上皮分泌的肠促胰液肽等激素的调控。当胃中食物进入小肠后，食物的酸性刺激小肠黏膜分泌肠促胰液肽。

表 12-1　人体各种消化液的主要成分和消化作用

来源	消化液	分泌量(mL/天)	pH值	主要成分	作　用	
唾液腺	唾液	1000～1500	6.6～6.7	溶菌酶 抗体IgA	杀菌(破坏肽聚糖)	
				唾液淀粉酶(α、γ)	淀粉→麦芽糖、麦芽三糖、糊精及少量葡萄糖	
胃	胃液	1500～2500	0.9～1.5	盐酸	软化食物中的骨，使蛋白质变性。激活胃蛋白酶原并为该酶形成酸性环境，进入小肠后促进胰液、小肠液和胆汁的分泌	
				胃蛋白酶(属于内切酶) 凝乳酶	切断酪氨酸、苯丙氨酸等氨基端的肽键 使乳中蛋白质凝成酪乳，便于蛋白酶的消化	蛋白质 ↓ 多肽、二肽和极少量的氨基酸
				内因子	属于糖蛋白，与维生素B_{12}结合成复合体而不被分解，复合体进入回肠促进维生素B_{12}吸收	
				黏液和碳酸氢盐	在胃黏膜表面共同形成一层黏液凝胶层，HCO_3^-和H^+在凝胶层中扩散很慢，使胃黏膜表面的pH近于7，以免黏膜被消化	

续　表

来源	消化液	分泌量(mL/d)	pH 值	主要成分	作　用
胰腺	胰液	1000～1500	7.8～8.4	胰淀粉酶	淀粉→麦芽糖、麦芽三糖、糊精
				胰脂肪酶 磷脂酶	脂肪小微粒→脂肪酸、甘油二酯、甘油一酯、极少量甘油使胰脂肪酶附着在油滴上 磷脂→脂肪酸、甘油二酯、甘油一酯、极少量甘油、胆胺等
				肽链内切酶： 胰蛋白酶 胰糜蛋白酶	切断赖氨酸和精氨酸的羧基端肽键 切断酪氨酸、苯丙氨酸等的羧基端肽键 （蛋白质、多肽↓短肽、二肽和极少量的氨基酸）
				肽链外切酶： 胰羧基肽酶	从肽链羧基端顺序切下单个氨基酸
				胰 RNA 酶 胰 DNA 酶	RNA→核糖核苷酸 DNA→脱氧核苷酸
肝	胆汁	800～1000	7.4	胆盐	乳化脂肪成为水溶性的脂肪小微粒
				胆色素 胆固醇	
肠腺	小肠液	1000～3000	7.6	肠淀粉酶 肠激酶	淀粉→麦芽糖等 激活胰蛋白酶原为胰蛋白酶
小肠上皮细胞	上皮细胞内或纹状缘表面			糊精酶 二糖酶： 肠麦芽糖酶 肠乳糖酶 肠蔗糖酶	糊精→葡萄糖 麦芽糖、麦芽三糖→葡萄糖 乳糖→半乳糖、葡萄糖 蔗糖→果糖、葡萄糖
				肠核酸酶	核酸→戊糖、碱基
				肠激活酶 肽链外切酶： 肠氨基肽酶 肠羧基肽酶 肠二肽酶	使胰蛋白酶原成为胰蛋白酶 从链氨基端顺序切下单个氨基酸 从链羧基端顺序切下单个氨基酸 二肽→氨基酸
				IgA、IgM 等	

②小肠液　小肠液来源于十二指肠腺和肠腺的分泌。十二指肠腺分泌的液体呈碱性，内含黏蛋白，主要保护十二指肠上皮不被胃酸侵蚀。肠腺分散在小肠绒毛基部的消化腺，数量很多，分泌肠激酶和少量的淀粉酶(表 12-1)，对食物消化很少。小肠液分泌的调节受神经和激素的双重调节。

③肽酶和二糖酶　小肠上皮细胞能合成多种二肽酶、三肽酶和多种二糖酶，分泌 IgA、IgM 等抗体进入小肠。二糖与纹状缘接触，被相应的二糖酶水解成单糖后再被小肠上皮细胞吸收。二肽、三肽先进入小肠上皮细胞内，肽酶将其水解成氨基酸。

纹状缘是小肠绒毛上皮细胞游离面的深红色条纹，电镜下为上皮吸收细胞表面伸出的细长密集的微绒毛。

④小肠的运动　小肠运动有助于消化液与食糜的充分混合和消化，也有利于吸收。其形式有：紧张性收缩、分节运动和蠕动三种。分节运动是小肠运动的特有形式，即在同一时间内，每相隔一段距离的环行肌同时收缩，把肠内的食糜分割成许多节段；随后原收缩点的肌肉同时舒张，而原舒张点的肌肉同时收缩，使肠内的食糜又重新组合成新的节段，如此反复交替进行。蠕动能推进食糜。运动受神经和激素的双调节。

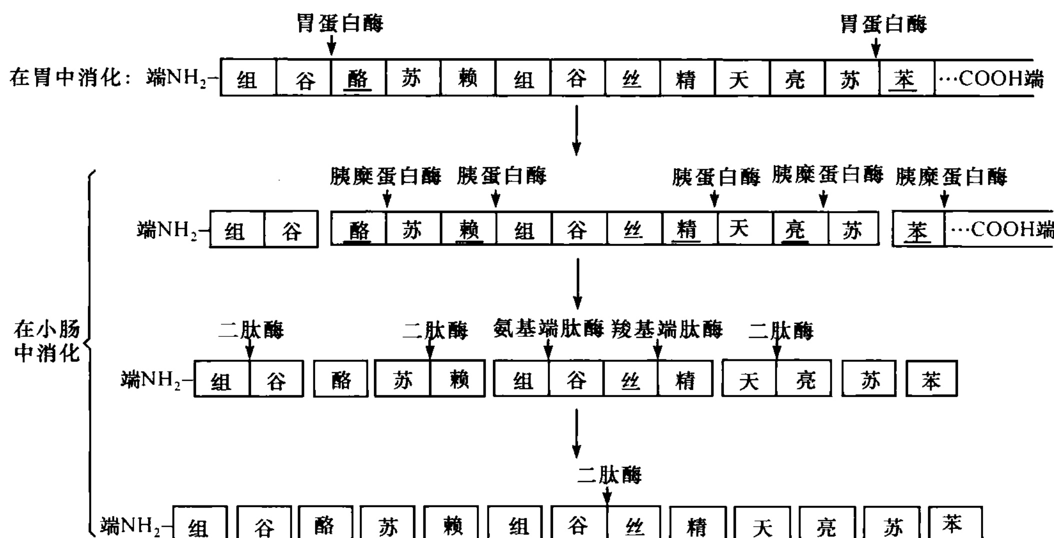


图 12-8　蛋白质在胃和小肠中的酶促消化

(四)营养的吸收

1.吸收的部位　整个消化道只有胃、小肠和大肠有吸收功能，胃可吸收酒精和少量的水，其他物质吸收很少；大肠可以吸收水、无机盐和某些维生素；而小肠是吸收各种营养物质的最主要场所。

2.各种营养物质的吸收　消化道中的各种营养物质通过自由扩散、协助扩散、主动运输或胞吞等方式被吸收。

(1)糖类的吸收　各种糖类都必须彻底消化成为单糖，才可被小肠所吸收，以葡萄糖和半乳糖最容易吸收。具体是：葡萄糖和半乳糖先以共运输(属于主动运输)的方式、果糖以协助扩散的方式进入小肠绒毛上皮细胞(图 12-9)，而后又以协助扩散的方式进入绒毛内组织液，再扩散进入绒毛内毛细血管的血液中。

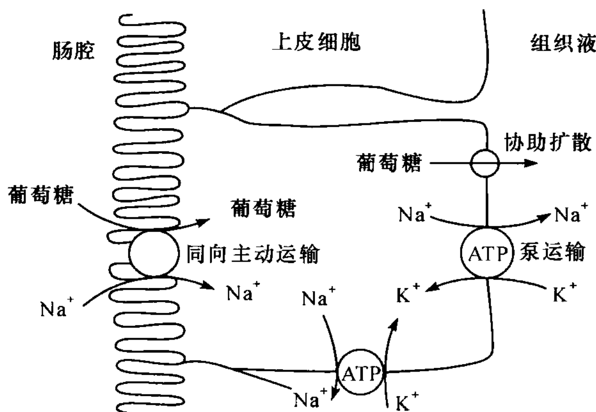


图 12-9　葡萄糖穿越小肠上皮细胞机制图解

(2)蛋白质的吸收　蛋白质主要以各种氨基酸、二肽和三肽的形式被小肠绒毛所吸收，后两者在小肠上皮细胞中又被肽酶水解成氨基酸；以二肽和三肽的形式吸收为主。各种氨基酸、二肽和三肽的吸收与葡萄糖的吸收方式相同，都是钠依赖性的共运输。少量的蛋白质分子被小肠绒毛上皮细胞以胞吞的方式进入细胞，然后又以胞吐的方式释放到绒毛的组织液中，这样不仅没有营养的作用，相反还会导致过敏性反应。新生婴儿吸收蛋白质的能力比成人强，母乳中的抗体可以被婴儿完整地吸收以获得被动的免疫力。

(3)脂肪的吸收　食物中的大多数脂肪是在小肠中被消化的，其产物主要有甘油、2-甘油一酯、游离脂肪酸和胆固醇。

甘油、脂肪酸、甘油一酯和胆固醇(均脂溶)都可以自由扩散进入小肠绒毛的上皮细胞中，但脂溶性的长链脂肪酸、甘油一酯和胆固醇必须先与胆盐结合成水溶性的混合微胶粒才能透过水层到达细胞膜。在小肠上皮细胞中，长链脂肪酸(12～26C)及甘油一酯在光面内质网上合成甘油三酯，后者再与粗面内质网合成的载脂蛋白结合成乳糜微粒，然后以胞吐的方式将脂肪滴排入绒毛内的组织液，继而进入乳糜管的淋巴中(图 12-10)；中、短链脂肪酸因能溶于水而直接进入绒毛内毛细血管，无须重新合成脂肪。中、短链脂肪酸构成的甘油三酯，经胆盐乳化后即可直接被吸收。人体摄入的动植物脂肪中含有较多的长链脂肪酸，故脂肪

分解产物的吸收以直接进入绒毛内毛细淋巴管为主。

毛细血管的表面有一层基膜而乳糜管没有这种基膜。基膜是由黏多糖构成的，毛细血管上皮细胞外膜上的糖蛋白通过糖链之间相互连接而成为黏多糖，亲水能力较强，不能透过脂溶性的脂肪。

（4）维生素的吸收　脂溶性维生素 A、D、E、K 溶于脂滴中，随着脂肪吸收的途径与脂肪酸等分子一道进入肠壁上皮细胞。水溶性维生素一般通过主动运输、协助扩散或自由扩散等途径进入肠壁上皮细胞，只有维生素 B_{12} 必须先与内因子结合成复合物才能在回肠吸收。

（5）水的吸收　水靠渗透作用进入胃和肠的组织液中。

（6）无机盐的吸收　各种无机离子主要以主动运输的方式被吸收，某些部位也可通过协助扩散吸收某些无机离子。其中 Na^+ 与氨基酸、二肽、三肽和葡萄糖等有机分子一同被吸收。

（三）肝的功能

肝的功能很复杂，主要概括如下：

1. 分泌胆汁　成人每昼夜分泌约 800～1000mL 胆汁。胆汁有助于脂肪的消化和吸收。胆汁的主要成分是胆盐、胆色素和胆固醇。胆盐是极性分子，可以将脂肪乳化成为水溶性的脂肪小微粒，同时也促进小肠对脂肪物质的吸收。胆色素和胆固醇没有消化作用。胆色素是血红细胞破坏的产物，粪便的颜色主要来自胆色素。

食物在消化道内是引起胆汁分泌和排出的自然刺激物，并以高蛋白食物的作用最明显，高脂肪或混合食物的作用次之，而糖类食物的作用较小。刺激物通过神经和激素双重调节胆汁的分泌和排出。

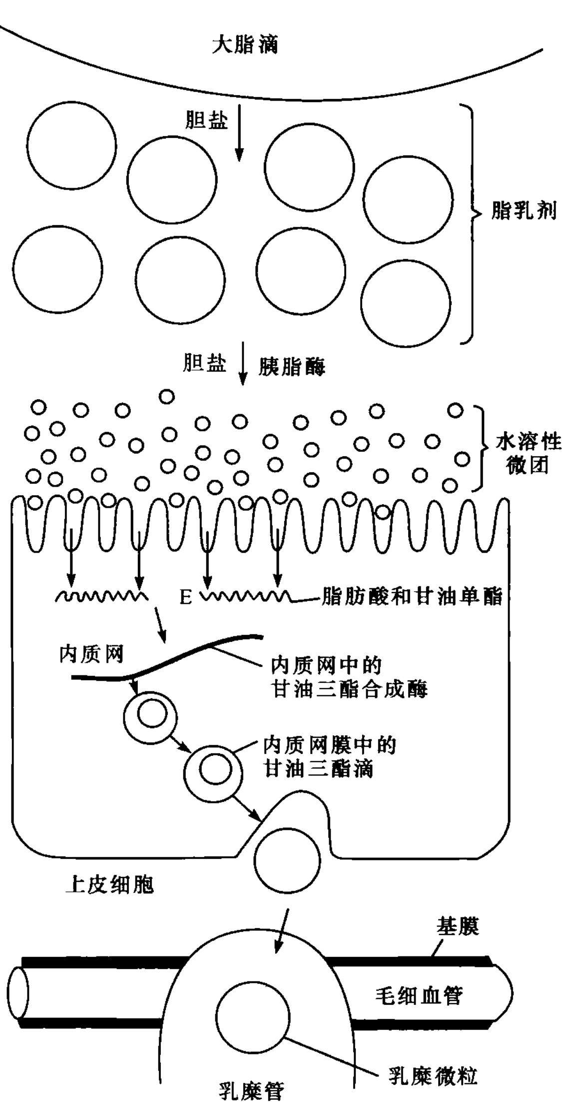


图 12-10　脂肪吸收的图解

2. 代谢功能

（1）能合成、水解和异生肝糖原，以稳定血糖的浓度。在激素的调节下，肝细胞可将过多的血糖吸收后合成肝糖原加以暂时贮存，也可以将肝糖原水解成葡萄糖和将非糖物质转化成葡萄糖释放到血液中，以维持血糖浓度的稳定。肝脏还是体内将超量的葡萄糖转化为脂肪的主要器官，这些脂肪由血液运到其他组织中贮存或利用。

（2）能合成一些固醇类物质，并有促进脂类物质运输的作用。肝细胞能将糖类、氨基酸转化为脂肪并运往其他组织加以贮存或利用。能作用于血液中乳糜微粒，重新水解脂肪为甘油和脂肪酸，一部分脂肪酸在肝中被用于合成磷脂、胆固醇等其他脂类并释放到血液，一部分作为肝细胞的能源物质。当肝内脂肪降解太慢或合成太多，运出又受阻，脂肪被堆积在肝细胞内时，会形成脂肪肝。

（3）能合成多种蛋白质、实现氨基酸的转氨基和脱氨基等重要作用。肝细胞能吸收血液中过多的氨基酸合成蛋白质加以暂时贮存；肝脏是体内负责转氨基作用、脱氨基作用并将氨转化为尿素的器官。肝脏能合成多种蛋白质，其中有多种血浆蛋白如脂蛋白、纤维蛋白原、凝血酶原、白蛋白以及某些球蛋白都是在肝脏中合成的。

可见，肝脏在三大物质代谢中，有合成、分解、转化、调节和贮存等重要功能。

3.贮存功能　肝脏能贮存肝糖原和一些脂肪以作能源，也有贮存维生素 A、D、K、B_2、B_6、B_{12} 和铜铁等作用。肝脏中贮存的维生素 B_{12} 可供人体利用几年。

4.造血功能　在胚胎时期，肝有造血功能。

5.防御功能　肝窦内的肝巨噬细胞有强大的吞噬能力，能吞噬、清除从消化道进入肝门静脉中的抗原(包括细菌)。

6.解毒功能　肝脏是体内主要的解毒器官。体内水溶性的毒物(包括药物)主要从肾脏排出体外，脂溶性的毒物(包括药物)必须转化为水溶性才能排出体外。脂溶性毒物在肝内经过氧化、还原或水解，再与葡萄糖醛酸、甘氨酸等结合，消除其毒性并增加水溶性；这些经肝脏加工过的药物大部分随胆汁排出，也有一部分随肾排出。吸收的酒精绝大部分在肝脏细胞中氧化成乙醛，并进一步氧化成 CO_2 和 H_2O。肝脏也是体内将氨生成尿素的主要器官。

7.激素失活　肝脏是许多激素在体内失活的主要部位，这些激素包括胰岛素、氢化可的松、醛固酮、睾酮和甲状腺素等。

此外，肝也是十分重要的内分泌器官。

二、呼　吸

生物体和细胞摄取 O_2，并把细胞呼吸产生的 CO_2 排出体外的过程，称为呼吸，又称外呼吸或气体交换。这里讲的呼吸不等于细胞呼吸，细胞呼吸是指有机物在细胞中氧化分解释放能量的过程，又称内呼吸。无论是单细胞生物还是多细胞生物，细胞总是浴于液体的介质之中，O_2 和 CO_2 都是溶解在液体介质之中而得以扩散过膜的，所以无论何种呼吸器官的气体交换都要以水为介质。

(一)呼吸器官和呼吸

单细胞或细胞层次简单的小型多细胞动物没有特殊的呼吸器官。较大体型的多细胞动物就需要通过增加体表的表面积来满足气体交换：水生动物的呼吸器官一般是体表或相当于体表的某些部位向外凸出形成的，因为水中的氧气分压较低，这种向外凸出的体表有利于与环境中的水直接接触而进行气体交换；陆生动物的呼吸器官一般是向内凹陷的，因为空气中的氧气分压较高，但较干燥。

1.低等动物没有呼吸器官　如原生动物、海绵动物、腔肠动物都没有特殊的呼吸器官，每个细胞都能直接与环境中的水接触而气体交换。

2.多细胞动物有专门用于呼吸的器官

(1)体表呼吸　扁形动物、线形动物、环节动物以及内寄生性的昆虫幼虫、多数水生昆虫是靠体表或体表的外延物(如环节动物的鳃、疣足)与外界进行气体交换的。两栖类存在皮肤辅助呼吸，尤其是在冬眠时，少数无尾目几乎只靠皮肤呼吸。

(2)水生呼吸器官与呼吸　在水生动物中，结构简单的个体直接利用体表呼吸(图 12-11A)；结构复杂的个体利用比较复杂的水生呼吸器官进行呼吸，主要有鳃、呼吸树、气管鳃和书鳃等类型。这些器官都是相关的皮肤凸起而形成的，如鳃和书鳃是皮肤向外凸出形成的器官，直肠鳃是皮肤性直肠壁向直肠腔凸出形成的器官。

①鳃呼吸　软体动物、水生的节肢动物、圆口类、鱼类和两栖类幼体(水生的)用鳃呼吸。各种动物鳃的形态很不相同，但有两个共同的特征：表面积很大，有丰富的血液流过。鳃是体壁的外突物，由许多鳃丝和鳃丝上顺序排列的鳃板所组成。鳃中血液和体外的水之间一般只相隔 2 个细胞；有的甚至毛细血管壁也没有，血液在血窦中流动，与外界只有一个细胞之隔。鳃中的血流方向与外界水流方向相反，这种逆流交换大大提高了呼吸效率。

鳃有外鳃和内鳃之分。外鳃直接暴露在水中，对通气无法控制，如小型的甲壳类动物，幼年期的蝾螈，或幼年无尾类的蝌蚪。内鳃被包含在一个起保护作用的鳃腔内。用内鳃呼吸的动物都能制造水流，使鳃经常与新鲜的水接触。

②气管鳃呼吸　气管鳃是一些水生昆虫如蜉蝣目、蜻蜓目的稚虫，体壁向外突出的叶片状或丝状结构，其中密布气管的分支(图 12-11B)。气体交换即在气管分支与水之间的皮细胞层内进行。蜻蜓的幼虫(稚虫)生活于水中，其消化管末端是直肠，内有气管鳃突出在直肠腔内形成的叶片状“鳃”，这种气管鳃特称为

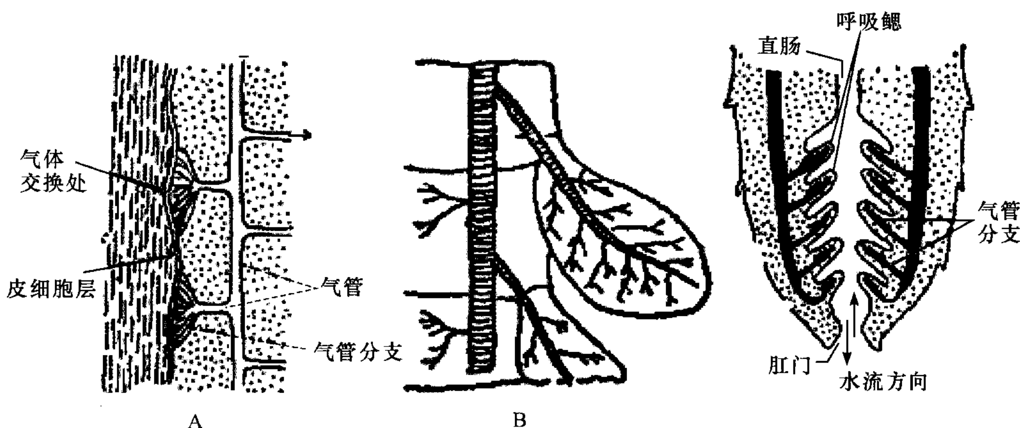


图 12-11　水生昆虫的常见呼吸器官图解

A. 体壁呼吸　B. 蜉蝣稚虫的气管鳃　C. 蜻蜓稚虫的直肠鳃

直肠鳃(图12-11C)。水出入直肠时与直肠鳃交换气体。

③呼吸树呼吸　海参的呼吸器官是呼吸树(图 12-12)。呼吸树是海参泄殖腔壁向体腔凸出形成的 2 个具有多分支的树枝状管道,泄殖腔的涨缩使水在呼吸树中流入与流出,从而实现体液和水中气体的交换。

④书鳃呼吸　书鳃是鲎的呼吸器官,形状似书页,因此得名。

(3)陆生动物的呼吸器官与呼吸　这类呼吸器官主要书肺、气管和肺等,这类器官的特点是向体内陷入形成的,这样有利于保持一定的水分,便于气体交换。

①无脊椎动物的肺呼吸　如蜗牛、淡水的椎实螺等少数无脊椎动物也有"肺",也是用"肺"和空气进行气体交换的,但它们的"肺"其实是外套腔,其壁上有丰富的血液循环,因而有肺的功能。它们的"肺"和脊椎动物的肺不是同源的器官。

②鱼类的肺呼吸　少数鱼类(肺鱼、总鳍鱼)在缺水干涸时也是用肺呼吸的,不过它们的肺是由鳔特化而成的,肺有导管与食管相通。

③两栖类的肺呼吸　除少数无尾目外,两栖类都用肺呼吸,但肺的结构比较简单,内褶程度低,气体交换效率差。

④鸟类和哺乳类的肺呼吸　这两类动物肺的进化可谓是登峰造极。详见第十一章第十节中的"双重呼吸"和第十章第八节中的"肺"。

此外,动物往往还有一些增强呼吸功能的结构和方式,如各种动物的鳃的内部血流方向与外界水流的方向相反,昆虫的气囊、鸟类的气囊及双重呼吸、羊膜类动物的胸廓和肋间肌等结构都有助于单位时间内气体通过呼吸器官的量而提高呼吸效率。



图 12-12　海参的呼吸树

(二)呼吸色素与呼吸

1. 呼吸色素的种类和结构　动物的血液中有 4 种呼吸色素(表 12-2),它们分别是血红蛋白、血绿蛋白、血蓝蛋白和蚯蚓血红蛋白。各种呼吸色素都是一种含有金属物质铁或铜的卟啉与蛋白质的结合体。呼吸色素存在于血浆中,而不是存在于血细胞中,这是大多数无脊椎动物血液的特点,也是呼吸色素存在的比较低级的形式;绝大多数脊椎动物的呼吸色素存在于红细胞中。因为细胞容纳呼吸色素的量远多于血浆的容纳量,因而脊椎动物血液运输 O_2 的能力更大。但是也有例外,具体见表 12-2。昆虫血液大多无呼吸色素,因为氧气不需要血液运输。

血红蛋白和血绿蛋白的结构类似,它们的分子结构与叶绿素、细胞色素相似。血红蛋白(Hb)是一个珠蛋白分子结合四个血红素构成的(图 12-13),相对分子质量为 64500。珠蛋白分子包括四条肽链:两条 α 链

(含有 141 个氨基酸残基)和两条 β 链(含有 146 个氨基酸残基)。每条肽链中包含一个血红素，每个血红素中心有一个亚铁离子，每一个亚铁离子能携带一个 O_2 分子，因而一个血红蛋白分子能结合并运输 4 个 O_2 分子，但这种结合是松散的。

每 100mL 血液含有的血红蛋白，正常婴儿约为 14～20 克；正常成人男性约 12～15 克，平均约 14 克；正常成人女性约 11～14 克，平均约 12 克。

表 12-2　动物中 4 种呼吸色素的分布及与氧的亲和力(在 0℃和 1 个大气压下)

色素名称	颜色	分布在相应的动物体内	亲和力(mL O_2/100mL 血)
血红蛋白	红	绝大多数脊椎动物红细胞	
		环节动物的血浆	1～10
		软体动物的血浆	2～6
血绿蛋白	绿、粉红	环节动物的血浆	5～9
血蓝蛋白	蓝	软体动物的血浆	1～5
		甲壳类的血浆	1～4
		蛛形纲的血浆	
蚯蚓血红蛋白	褐色	环节动物的血浆和极少数多毛类的血细胞	1～2
		星虫类的血浆和极少数种类的血细胞	
		腕足类的血浆和极少数种类的血细胞	

2. 氧合血红蛋白的形成、分解与影响因素　血红蛋白与 O_2 结合得很快，而且是可逆的，并且这个可逆过程不需要消耗 ATP。血红蛋白与氧气结合后，亚铁的价数不变，所以氧气与血红蛋白的结合叫做氧合而不称氧化。血红蛋白与氧气结合成为氧合血红蛋白，用 HbO_2 表示。

影响氧合血红蛋白形成的因素主要有：血红素中 Fe^{2+} 被氧化，血红蛋白与 CO 结合，氧分压的高低，pH 大小，温度高低，动物个体大小及年龄大小等因素。若 Fe^{2+} 被氧化为 Fe^{3+}，血红蛋白就会丧失与氧结合的能力。CO 与血红蛋白的亲和力是氧的 200 倍，即使是在 CO 分压很低的情况下，CO 也能取代氧而与血红蛋白结合，形成一氧化碳血红蛋白，使血红蛋白失去运输氧的能力。

附：肌红蛋白

肌红蛋白是由一条具有 153 个氨基酸残基的多肽链和一个亚铁血红素辅基组成的、具有三级结构的结合蛋白。一个肌红蛋白能与一个氧气分子进行可逆性结合而成为氧合肌红蛋白，具有储存和分配氧的作用，它的氧饱和曲线为双曲线型。肌红蛋白存在于哺乳动物细胞尤其是肌细胞内；在潜水哺乳类如鲸、海豚和海豹的肌细胞中含量十分丰富，尤其是心肌中含量更高。

(三)呼吸运动与呼吸

人肺的肺壁没有横纹肌，不能主动张大或缩小，只能随胸腔的张大或缩小，以及肺泡外壁的弹性纤维和胶原纤维的弹性回缩而被动地吸气或呼气。

呼吸就是气体进出肺的过程，包括吸气和呼气。气体进出肺取决于肺内部与大气之间存在的气压差。呼吸是通过呼吸运动来实现的。呼吸运动是指胸廓的有规律扩大和缩小，决定于呼吸肌的协调活动。呼吸肌主要包括肋间肌和膈肌，胸部其他肌肉以及腹部的有关肌肉在一定程度上也参与呼吸运动。

1. 哺乳动物的呼吸运动

(1)平静呼吸　平静呼吸主要由肋间外肌和膈肌的协调活动来实现。

①吸气　吸气是一个主动的过程。未吸气时，胸部横膈是凸向胸腔的，当吸气时，膈肌收缩，横膈下降，引起胸腔的上下径伸长；同时，肋间外肌收缩使胸骨上提并外推，肋骨的胸骨端也外扩，因而引起胸廓的前后径与左右径都增大。这样整个胸腔的容积增大了，胸腔内气压下降并低于大气压，因而外界空气通过呼吸道入肺。

②呼气　呼气是一个被动的过程。肌肉松弛，横膈、肋骨和胸骨恢复到原位，这样胸内压就上升而高于大气压，同时肺借助肺泡外缠有的弹性纤维的回缩作用，使肺内气体被驱出。

(2)深呼吸　深呼吸或气急时，不但吸气动作增强，同时也要进行主动呼气，即有关呼气的肌肉(如肋间内肌)也参与活动。这种呼吸除肋间肌、膈肌的舒缩外，还有胸部肌肉和腹壁肌肉参加，使胸廓更加扩大或

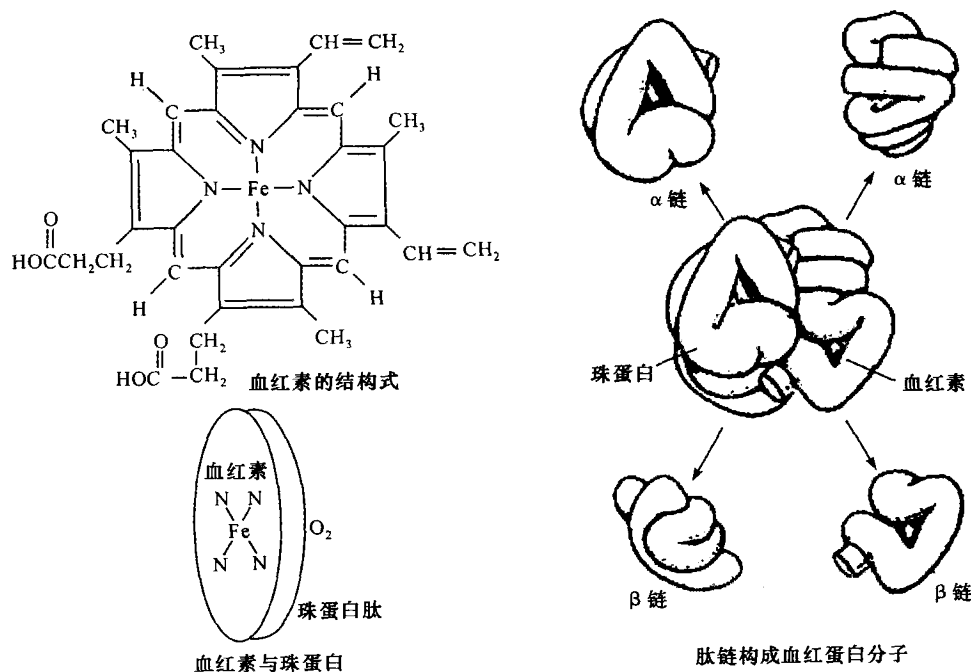


图 12-13 血红蛋白

者更加缩小一些。

2.动物的呼吸方式 人的横膈升降引起的呼吸运动称为腹式呼吸，这是哺乳动物特有的呼吸方式。由肋间肌舒缩引起的呼吸称为胸式呼吸。常人的呼吸是腹式和胸式呼吸兼有的，称为混合呼吸。平静呼吸时，肺容量变化约75%是横膈膜活动的结果，约25%才是肋间肌活动的结果。

如上所述，人的呼吸动作是靠胸廓容积的增大引起吸气的，这种方式的呼吸称为负压呼吸。哺乳动物和鸟类的呼吸都是负压呼吸。和负压呼吸相反的是正压呼吸，即空气是被"压人"肺内而不是被"吸入"肺内。蛙的呼吸既含负压呼吸，又包含正压呼吸。蛙没有横膈膜，只能靠口腔的张大和缩小进行呼吸：吸气时，口关闭，鼻孔张开，口腔下壁下降，口腔变大，空气被吸人口腔，这是负压呼吸；然后，鼻孔关闭，口腔下壁上升，口腔中空气被压人肺，这是正压呼吸。

(四)呼吸频率和调控

1.呼吸频率 呼吸频率是指每分钟呼吸的次数。呼吸频率随不同种动物、不同年龄、不同性别而不一样。成年人平静时为16～18次，儿童约20次，一般男性比女性少1～2次。

2.呼吸频率的调控 既有自主的调控，也可以随意调控。

(1)自主调控 呼吸频率与深度的自主调控由延髓呼吸中枢的呼吸神经元决定，这些呼吸神经元分为呼气、吸气和跨时相三类神经元，它们负责正常呼吸节律及自主过程。它们兴奋脊髓内的运动神经元，令膈肌和肋间肌收缩；这些神经元周期性地受到抑制，使呼气发生。自主调控完全可以独立进行，如人在睡眠时的呼吸运动。

(2)呼吸频率的随意调控 大脑皮层有2个途径通过脊髓下行传导束直接控制膈肌和肋间肌等呼吸肌的活动，可以随意控制呼吸运动，但这种随意运动是很有限度的，如人在潜水时只能屏气一阵子。大脑皮层和延髓的相关中枢通过不同的下行传导束作用于脊髓中的低级中枢，以调控呼吸运动。

3.呼吸运动的反射性调节 既有物理性刺激的反射，也有化学性刺激的反射。物理性刺激的感受器位于肺和呼吸道黏膜、平滑肌等处。

化学感受器分为中枢化学感受器和外周化学感受器两种。中枢化学感受器位于延髓，但与呼吸中枢是分开的，其直接的有效兴奋性刺激是脑脊液中的H^+浓度，有效抑制性刺激是动脉血O_2分压的降低。血液中的H^+不易透过血一脑脊液屏障和血一脑屏障，因而对中枢化学感受器没有多大刺激；但血液中的CO_2

很容易透过两个屏障而进入脑脊液，并产生 H^+ 而有效地刺激中枢化学感受器。

外周化学感受器位于颈动脉体和主动脉体，对动脉血中的低氧分压和高浓度的 H^+ 具有高度的敏感性，对高浓度的 CO_2 也有一定的敏感性。可见，CO_2 的刺激作用主要是间接的，是通过升高 H^+ 浓度来实现的。中枢化学感受器对 H^+ 的敏感性远高于外周化学感受器。内环境中的两种成分对两种化学感受器的直接影响见表 12-3。

表 12-3 内环境中的三种化学成分对两种化学感受器的直接影响

直接影响因素	中枢化学感受器	外周化学感受器
高 CO_2 浓度	主要通过降低脊髓液 pH 值来兴奋感受器，本身的刺激效果不强。这是用肺呼吸动物呼吸运动的最有效调节途径	只有浓度很高时才会有点兴奋感受器的作用
高 H^+ 浓度	脊髓液 H^+ 升高有效兴奋感受器	动脉血 H^+ 升高有效兴奋感受器
低 O_2 浓度	抑制感受器兴奋	兴奋感受器。这是用鳃呼吸动物呼吸运动的最有效调节途径
	总的低氧浓度效应是使呼吸中枢兴奋	

从以上两种化学感受器的有效刺激来看，使哺乳动物增强呼吸的最终信息主要是血液中升高的 CO_2。空气中的 CO_2 含量较 O_2 含量更易改变，故空气中的 CO_2 浓度往往是陆生动物呼吸调控的信号。由于水中的 O_2 含量易变，因此，对于鱼类等水生动物来说，O_2 浓度是影响其呼吸的主要因素。

（五）肺活量

平静呼吸时，每次呼出或吸入的空气称为潮气。成人的潮气量约为 400～500mL。平静吸气后，继续深吸，又可吸入一部分空气，称为补吸气。成人的补吸气量约为 1500～1800mL。平静呼气后，继续呼气，仍能呼出一部分气体，称为补呼气。成人的补呼气量约为 900～1200mL。深呼气后，肺内总还有一部分的气体不能全部呼出，这部分气体称为残气。成人的残气量约为 1000～1500mL。残气是哺乳动物的一个特点。鸟类不存在残气，因为它们呼吸造成的气流是单向的。

补吸气量 ＋ 潮气量 ＋ 补呼气量 ＝ 肺活量

肺活量 ＋ 残气量 ＝ 肺总容量

表 12-4 人的平均肺容量

<table>
<tr><td rowspan="4">肺总容量
男 6L
女 4.2L</td><td rowspan="3">肺活量
男 4.8L
女 3.1L</td><td>补吸气量
男 3.3L
女 1.9L</td></tr>
<tr><td>潮气量
男、女 0.5L</td></tr>
<tr><td>补呼气量
男 1.0L
女 0.7L</td></tr>
<tr><td colspan="2">残气量　男 1.2L　女 1.1L</td></tr>
</table>

可见，肺活量的大小能够衡量一个人在一次呼吸过程中所能与外界进行气体交换的最大量。上述各种类型的气体量之间的关系见表 12-4。

如果呼吸发生障碍，组织细胞不能得到氧气的充分供给，或细胞不能进行呼吸作用而使细胞正常生命活动所需能量不能及时而又充分地供给，就称为窒息。溺水、CO 中毒、氰化物中毒等都会发生窒息。

（六）肺通气量和肺泡通气量

每分肺通气量＝潮气量×呼吸频率，每分肺泡通气量＝（潮气量－无效腔气量）×呼吸频率。其中，每分肺泡通气量反映了肺与外界交换气体的效率，而无效腔气量是指鼻至终末细支气管之间所容纳的容积量（成人约 150mL）。

（七）气体交换

气体交换包括肺泡内与肺泡外毛细血管中血液之间的气体交换，以及组织细胞通过组织液与血液之间的气体交换。气体交换都是以自由扩散的方式发生的。

通过吸气将外界空气中的氧气吸入肺泡，氧气通过肺泡壁和毛细血管壁进入由肺动脉流入肺的静脉血的血浆，并进入红细胞与血红蛋白结合而使之成为氧合血红蛋白；与此同时，静脉血中的 CO_2 进入肺泡并通过呼气排出体外。这样缺氧的静脉血就变成了含氧丰富的动脉血并由肺静脉流入左心房。

当动脉血由体动脉运送到全身时，氧合血红蛋白释放出 O_2 并通过毛细血管壁进入组织液继而进入组织细胞中；与此同时，组织细胞产生的 CO_2 通过细胞膜进入组织液继而进入毛细血管的血液中，这样动脉血就成了静脉血并经体静脉流入右心房。

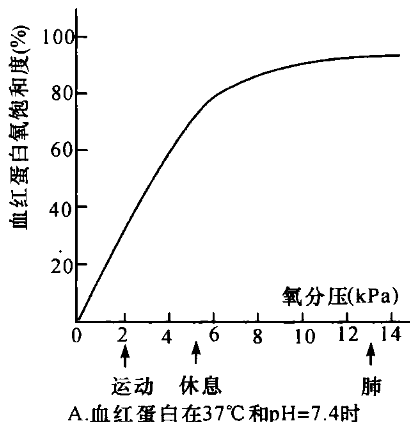
（八）气体在血液中的运输

血液中的 O_2 只有少量（约 1.5%）溶于血浆中，大部分（98.5%）都与血红蛋白（Hb）结合成为氧合血红蛋白而被运输。CO_2 也是一小部分（约 5%）溶于血浆，一部分（约 21%）与血红蛋白结合，更多的一部分（约 70%）是在红细胞和血浆中通过解离为 H^+ 和 HCO_3^- 这一可逆过程而被血浆运输的（表 12-5）。

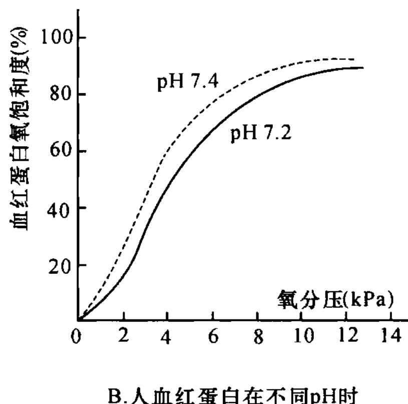
表 12-5　人体的 O_2 和 CO_2 在血液中的存在方式与大致比例

	血　浆（%）			红细胞（%）		
	溶解状态	与血浆蛋白结合	与水反应并解离成 H^+ 和 HCO_3^-	溶解状态	与血红蛋白结合	与水反应并解离成 H^+ 和 HCO_3^-
O_2	1.5				98.5	
CO_2	5%	<1	5	5	21	64

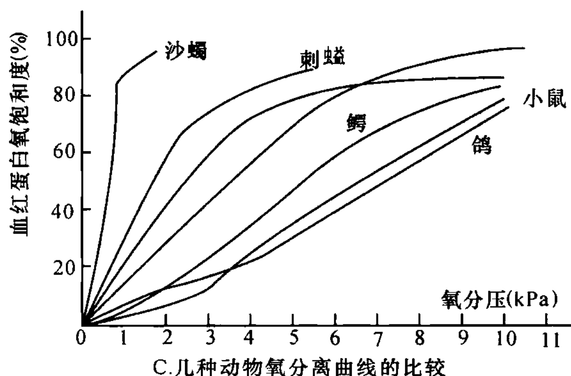
1. 血红蛋白运载 O_2　人的 1 升动脉血约含 200mL 氧气。O_2 既容易与血红蛋白结合，也容易与血红蛋白分离，即：$O_2 + Hb \rightleftharpoons HbO_2$。氧与血红蛋白亲和力的大小取决于氧合血红蛋白（$HbO_2$）所处环境中的 O_2 浓度、CO_2 浓度、pH 值、温度以及动物的血红蛋白类型（图 12-14）。



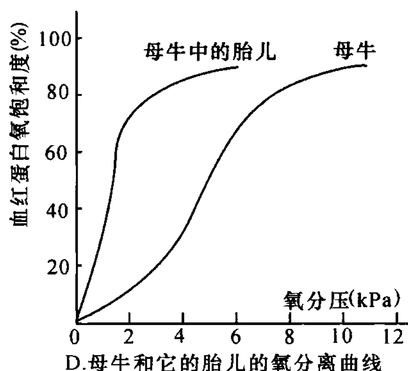
A.血红蛋白在37℃和pH=7.4时



B.人血红蛋白在不同pH时



C.几种动物氧分离曲线的比较



D.母牛和它的胎儿的氧分离曲线

图 12-14　血红蛋白氧分离曲线

（1）受 O_2 浓度大小的影响　O_2 浓度（即分压）越高，O_2 与血红蛋白越容易结合而不易分离；相反，血红蛋白与 O_2 的亲和力会降低（图 12-14A）。

（2）受 CO_2 浓度、pH 值和温度高低的影响　CO_2 浓度越高或 pH 值越低、或（和）温度越高，血红蛋白与氧的亲和力越低，氧离曲线右移；反则反之（图 12-14B）。温度变化对氧离曲线的影响可能与 H^+ 活度有关。

由于上述两方面原因，所以在肺部因为血液中 O_2 浓度和 pH 值都高，O_2 与血红蛋白容易结合而成为氧合血红蛋白；而在组织细胞之间因为 O_2 浓度和 pH 值都低，氧合血红蛋白容易将 O_2 释放供给细胞利用。

（3）受个体大小的影响　一般说来，小型哺乳类如小鼠血红蛋白与 O_2 的亲和力比大型哺乳类如大象

要低，鸟类血红蛋白与 O_2 的亲和力更低(图 12-14C)。这种情况和小型动物、鸟类高代谢率相适应。

(4)受年龄大小的影响　胎儿的血红蛋白和成人的血红蛋白分子略有不同，对氧的亲和力比成人血红蛋白要高(图 12-14D)。这样胎儿才能从母体血液中获得 O_2。

2. CO_2 运输　CO_2 从组织进入血液，只有 10%左右在血浆中被运输，其余的都进入红细胞被运输(图 12-15)。

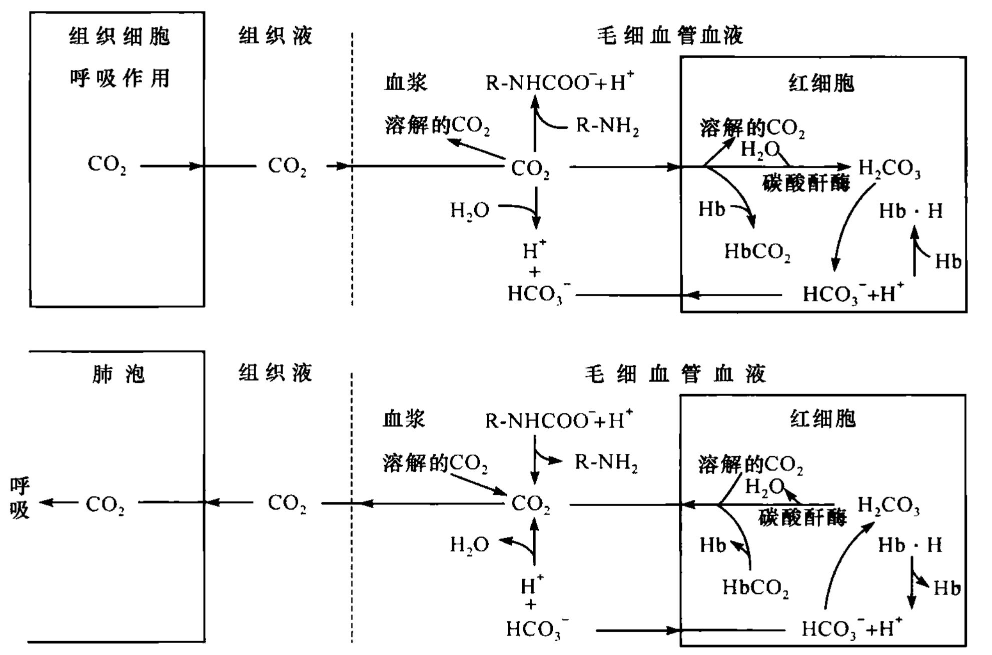


图 12-15　CO_2 在血液中的运输

上图：示组织细胞产生的 CO_2 进入血液的过程

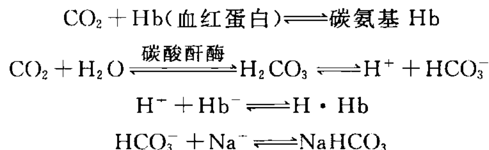
下图：示肺动脉血液入肺后，血液中 CO_2 经肺泡排出的过程

(1)在血浆中的 CO_2 有三种存在形式　不到血液 CO_2 总数的 1%与血浆蛋白结合；5%溶解在血浆中；另外 5%与水结合生成碳酸并电离成 H^+ 和 HCO_3^- 的形式而被转运，由于血浆中缺乏碳酸酐酶，所以这一反应很慢。

(2)在红细胞中的 CO_2 也有三种存在形式　有血液 CO_2 总数的 5%左右溶于红细胞胞液中；21%左右与血红蛋白的珠蛋白链结合成碳氨基血红蛋白；64%左右与水分子通过碳酸酐酶的催化而生成 H_2CO_3，H_2CO_3 又很快解离成 H^+ 和 HCO_3^-，HCO_3^- 扩散到血浆中被运输。

红细胞中的 H^+ 大部分与血红蛋白结合，只有小部分游离于血液中，使血液的 pH 降低，有利于 O_2 和血红蛋白分离；HCO_3^- 从红细胞扩散到血浆中而被运输，同时也是体液中酸碱缓冲系统的一个重要成员。

下面是 CO_2 在红细胞中的主要反应：



$$CO_2 + Hb(\text{血红蛋白}) \rightleftharpoons \text{碳氨基 } Hb$$

$$CO_2 + H_2O \xrightleftharpoons{\text{碳酸酐酶}} H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

$$H^+ + Hb^- \rightleftharpoons H \cdot Hb$$

$$HCO_3^- + Na^+ \rightleftharpoons NaHCO_3$$

上述的这些反应都是可逆的，并且也是非常迅速的。当血液流入肺后，肺泡中 O_2 浓度较血液高，CO_2 浓度则较血液低，于是反应方向改为从右到左，所产生的 CO_2 从肺泡逸出(图 12-15 下)。

三、动物体内的运输

动物体内的运输系统，在海绵和腔肠动物中有水管系统，自纽形动物开始有了循环系统。海绵的水管

系统是动物界最早出现的运输系统，主要靠领细胞制造水流；海绵就是通过水流来不断获得食物和氧气，排出代谢废物的。腔肠动物的水管系统又称为胃水管系统，较为发达，尤其是对于体型较大的腔肠动物如水母、薮枝螅等，其功能显得更为重要；作为食物的浮游生物和溶于水中的 O_2 的输入，以及溶于水的 CO_2、代谢废物和食物残渣的排出都靠这一系统来运输的。

循环系统包括血液循环系统和淋巴系统。完整的血液循环系统包括心血管和血液。

(一)血液循环系统的进化意义

血液和海绵、腔肠动物等的水管系统中的水样液不同，是动物体自己产生的液状组织(属于结缔组织)，其成分是稳定的，与外界环境没有直接的关系，从而使动物体的内部环境进一步地独立于外界环境，这样才能通过动物体自己的调节控制使内部环境保持稳定，有效地提高适应环境的能力。

(二)血液循环系统的类型和特点

1. 无脊椎动物的血液循环系统　包括最初级的循环系统、闭管式循环系统和开管式循环系统等三大类型。

在动物的进化史上，纽虫(介于扁形动物和环节动物之间的一个门)是最早出现循环系统的一类动物，具有最初级的循环系统。纽虫海产，体长可达 3m，体壁厚。这类动物的循环系统最简单的只有位于消化管两侧的 2 条血管；较为复杂的，身体背部还有第三条血管，这些血管在身体前、后端互相连通(图 12-16)；都为闭管式；没有心脏，血管能收缩，但收缩的方向不定，因此血液的流动也不定向，运输效率差。纽虫的血浆大多无色，血细胞有核。

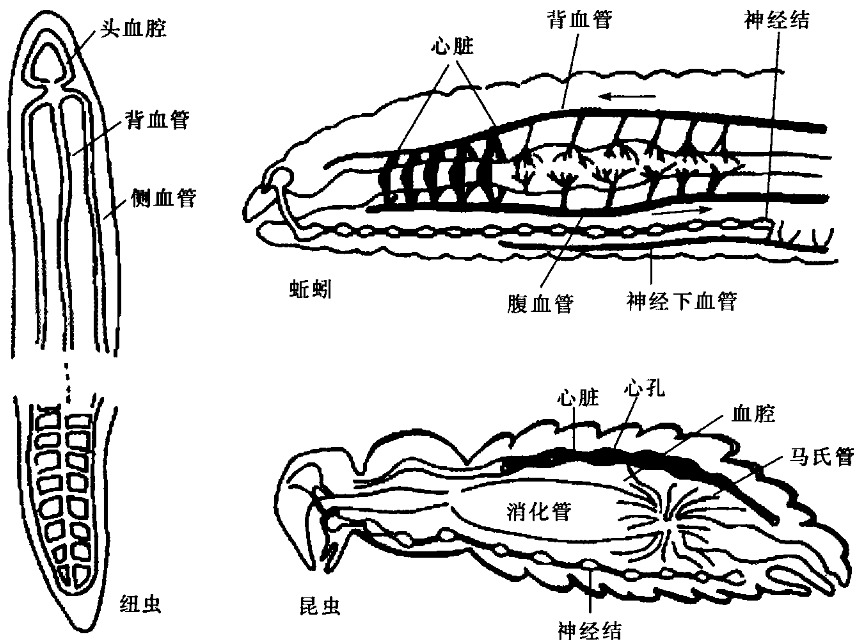


图 12-16　无脊椎动物血液循环系统

从蚯蚓等环节动物开始，循环系统有血管和心脏(图 12-16)，闭管式，血液能定向流动，大大提高了运输效率。这是真正循环系统的开始。

开管式循环系统是软体动物(除头足类外)和节肢动物所特有的(图 12-16)。

2. 脊椎动物的血液循环系统　各类脊椎动物的血液循环系统的形态结构属于同一类型，为闭管式；它们是同源的器官，都是由心血管系统和血液两部分组成的(图 12-17)。

血液循环的动力器官是心脏，各纲脊椎动物的心脏进化程度不同，表现在心腔的分隔和心肌厚薄的差异上，而这些差异又与脊椎动物呼吸方式有着密切的关系。脊椎动物的呼吸色素存在于血液的红细胞中，而血浆无色，这与无脊椎动物恰好相反。

鱼类的心肌壁薄，血压低。两栖类成体是不完全的双循环。爬行动物的双循环仍是不完全的，肾门静脉开始退化，血液回流心脏的流动速度和血压增大。鸟类的右体动脉弓保留而左体动脉弓退化；肾门静脉明显退化使得血压和血流速度提高，循环加速。哺乳类只保留左体动脉弓，静脉系统的主干血管趋于简化，多数哺乳动物仅留右前大静脉；肾门静脉完全退化，成体的腹静脉消失。这些特点使哺乳动物的血液循环速度加快，血压升高，循环效率提高。如图 12-18。其他方面见表 12-6。

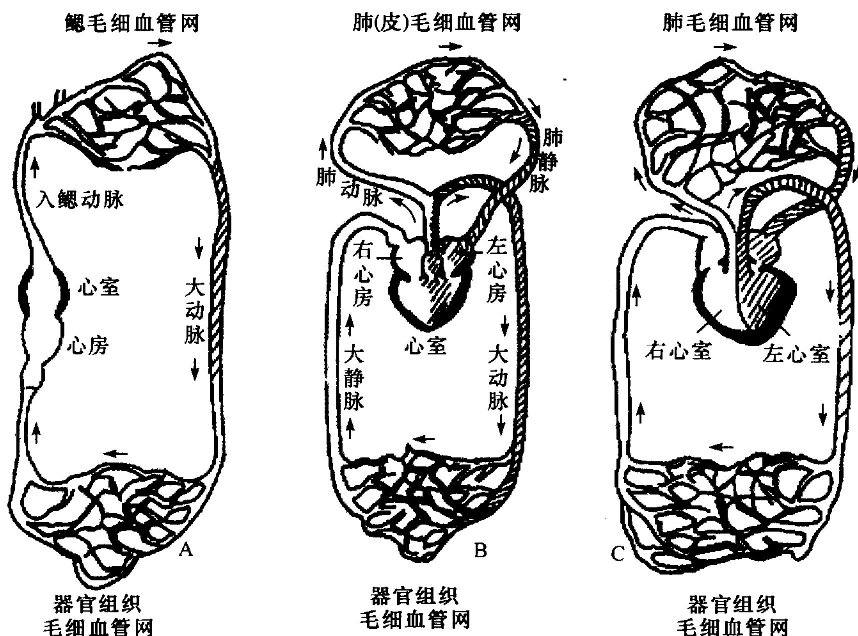


图 12-17　各类脊椎动物血液循环图解

A. 鱼类　B. 两栖类　C. 鸟类和哺乳类

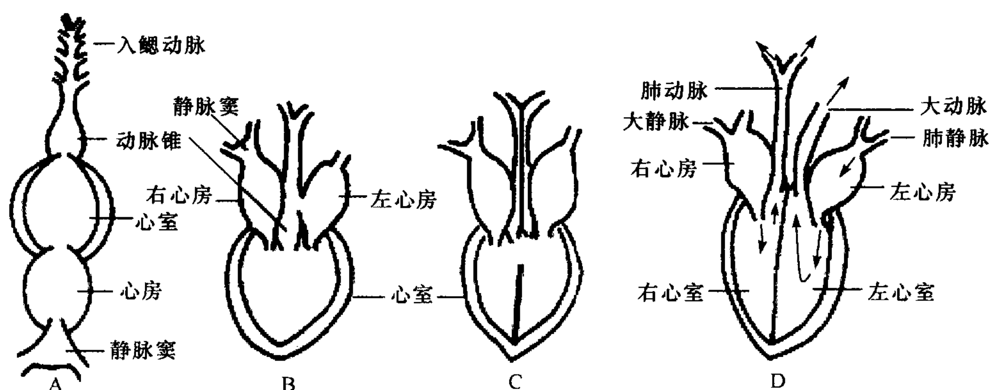


图 12-18　各类脊椎动物的心脏

A. 鱼类　B. 两栖类　C. 爬行类　D. 鸟类和哺乳类

表 12-6 脊椎动物循环系统比较

比较项目		鱼类	两栖类	爬行类	鸟类与哺乳类
心脏	静脉窦	有	有	不发达	无
	心房	一个	两个	两个	两个
	心室	一个	一个	一个,有不完全的隔膜	两个
	动脉圆锥	只软骨鱼有	有	无	无
循环系统	动脉球	只硬骨鱼有	无	无	无
	循环线路	单循环	双循环	双循环	双循环
	血流速度	慢	较慢	较快	快
	肺动脉或入鳃动脉	静脉血	血液大部分混合,含氧量稍低	血液小部分混合,含氧量较低	静脉血
	体动脉	背大动脉含动脉血	血液大部分混合,含氧量稍高	血液小部分混合,含氧量较高	动脉血
	气体交换效率	差	较差	较高	高

备注:爬行类中的鳄类心脏及循环系统与鸟类和哺乳类的相同

(三)人及哺乳动物血液循环的过程

心房舒张时,来自全身的静脉血从上、下腔两静脉进入右心房,来自肺的动脉血从肺静脉流入左心房;并继续向两心室(这时心房和心室同时处于舒张状态)大量流入。心房收缩约 0.1 秒以后,两心室开始收缩并持续约 0.3 秒,右心室中的静脉血注入肺动脉而开始了肺循环(图 12-19,20);左心室的动脉血流入主动脉而开始了体循环。上述血液在心血管中流动,心脏起着泵的作用,心血管中的瓣膜规定着血流的方向。由于心室壁肌肉更厚,并且心室腔比心房腔大得多,所以泵的作用大小主要由心室决定。哺乳动物的血液循环包括在心脏相连通的体循环和肺循环,冠脉循环属于体循环的一个分支。

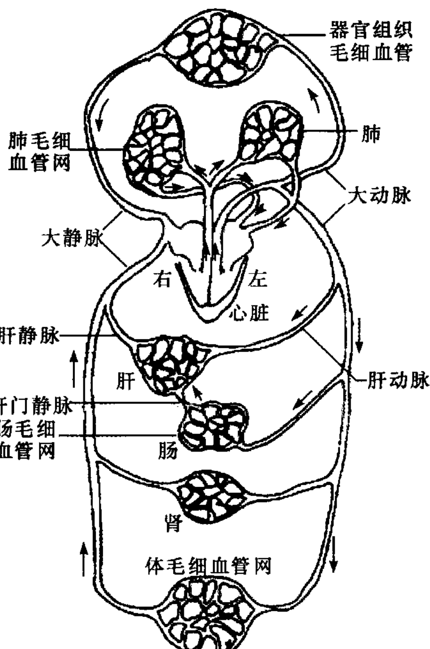


图 12-19 人血液循环图
(示肺循环、体循环和肝门脉循环)

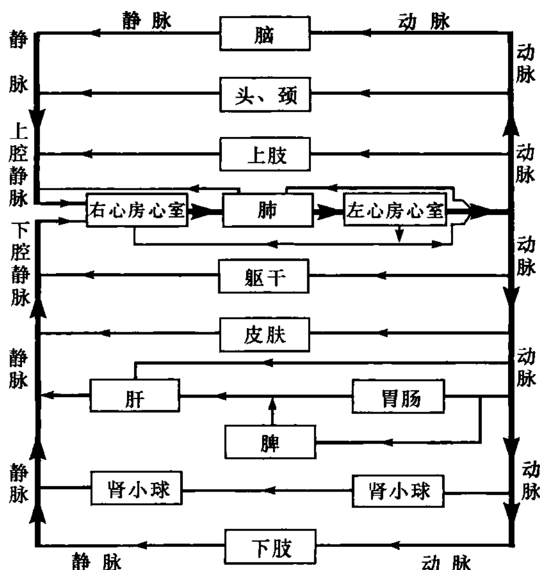


图 12-20 成人心血管系统图解

根据血液循环具体途径的特点，血液循环可分为体循环和肺循环。

1. 体循环　左心室收缩，动脉血进入大动脉，大动脉沿胸腹背面正中线后行，一路分支，从大动脉到动脉、小动脉，最后形成毛细血管网而深入到各器官组织中。毛细血管中的血液在完成了与各器官组织之间的气体和物质交换之后成为静脉血，又经小静脉、静脉、大静脉、上下腔静脉流回右心房。在这一循环过程中，血液主要为各组织细胞供给了 O_2 而输出了 CO_2；从消化系统中获得了营养又为其他组织细胞供给了营养；把全身体的组织细胞产生的代谢废物（不包括 CO_2）送到肾脏等排泄器官而排出体外。

2. 肺循环　右心室收缩，静脉血进入肺动脉到肺部毛细血管网，与肺泡进行气体交换后成了动脉血，又经肺静脉流入左心房。

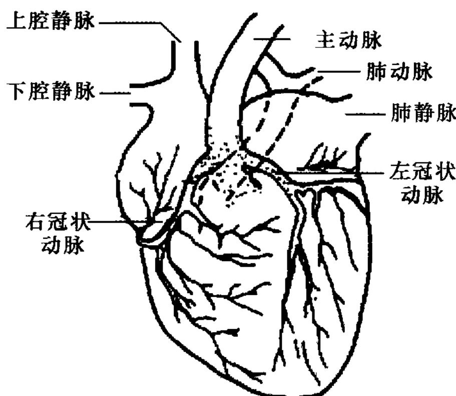


图 12-21　哺乳动物的冠状动脉

3. 冠脉循环　心脏虽然充满血液，但心脏的厚壁却不能依靠心腔中的血液获得营养和 O_2，而是和其他器官一样需要专门的血管系统来供血。主动脉在离开心脏处分出左右 2 条冠状动脉，在心脏厚壁中分支而成毛细血管网，分布于心脏壁的各部分（图 12-21）。血液在毛细血管网处与心肌等细胞进行物质和气体交换，而后又经过小静脉、冠状静脉等流入右心房。所以，冠脉循环属于体循环的一部分。

4. 微循环　微循环是指在封闭式血液循环系统的动脉与静脉之间的一套较小的血管系统，是血循环的基本功能单位。

（1）微循环的组成　包括微动脉、后微动脉、真毛细血管、直捷通路、动静脉吻合和微静脉等血管（图 12-22）。

①微动脉　是小动脉的终末部分，其管壁平滑肌收缩时，能起到控制微循环总闸门的作用。

②后微动脉　是微动脉的分支，又称中间微动脉。

③真毛细血管　是一般的毛细血管，由后微动脉分出，互相连通成网，行程迂回曲折，血流缓慢，是进行物质交换的主要部位。真毛细血管的起始处有前括约肌，它是调节微循环的分闸。

④直捷通路　是后微动脉的延伸部分，结构与真毛细血管相同，只是管径略粗，经常处于开放状态。静息状态下，大部分血由微动脉经后微动脉和直捷通路快速进入微静脉，很少有物质的交换；但在活动时，毛细血管前括约肌松弛，开放较多的真毛细血管，增加组织内血流量。

⑤动静脉吻合　是微动脉发出的侧支与微静脉直接连通的血管。管壁较厚，有发达的平滑肌和丰富的运动神经末梢。动静脉吻合收缩时，血由微动脉流入真毛细血管；松弛时微动脉内的血直接流入微静脉。动静脉吻合主要分布在指、趾、唇等处的皮肤和某些器官内，它对局部血流量及体温调节有重要的作用。

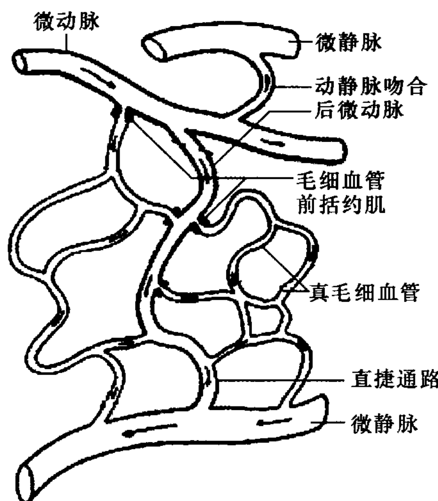


图 12-22　微循环模式图
（较厚的管壁表示肌肉的分布）

⑥微静脉　紧接毛细血管的微静脉称毛细血管后微静脉。后微静脉在微循环中对毛细血管的血流起到后阻力和后闸门的作用。

（2）微循环的机能　实现血液、组织液和细胞之间的物质交换，而血液与组织液之间的物质交换具体是通过微循环的毛细血管来进行的。在静息状态下，由微动脉到微静脉之间的毛细血管大部分是不开放的，经常开放的是由微动脉经后微动脉、毛细血管到微静脉的直捷通路。从微动脉和后微动脉还分出许多真毛细血管。在分支处有一圈一圈的平滑肌，叫做毛细血管前括约肌。括约肌收缩可使真毛细血管封闭。

（3）毛细血管壁的通透性　毛细血管的管径小而血流速度很慢、数目多、管壁的通透性较大（图 12-23），这样既保证了物质交换所需要的足够时间，也为物质扩散提供了足够的表面积，有利于血液与组织液之间的物质交换。不过位于不同器官中的毛细血管的管壁通透性不完全相同，分布于肌肉组织等处的连续毛细血管只允许小分子及离子透过；分布于肾小球等处的有孔毛细血管比连续毛细血管透性要大，但血浆蛋白

也难透过；而分布于肝、脾等处的血窦，则允许大分子甚至是血细胞通过。研究脊椎动物的血浆和许多器官的组织液成分发现，除蛋白质含量有差别外，其他成分及其含量相同。

(4)毛细血管的滤过压　毛细血管中的血液与组织细胞间隙中的组织液之间的物质交换绝大部分是通过被动扩散进行的，并且由毛细血管的滤过压所决定。这是由于细胞之间存在裂隙、细胞上有孔道、细胞膜的通透性较大和扩散距离很短(一层上皮细胞)。毛细血管的滤过压(p_f)在大小上由以下四方面的因素所决定：

$$p_f=(p_i-\pi_i)-(p_o-\pi_o)$$

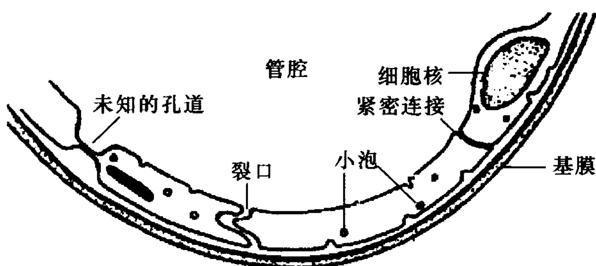


图 12-23　毛细血管壁示意图

细胞之间的裂口(约 6nm)可供液体和溶质出入管腔；这些小孔的面积小于管壁面积的 1%；小泡和膜上的缺口表明可能有胞饮作用；围绕管壁有一层由黏多糖组成的基膜

其中：p_i 是毛细血管的血压，π_i 是毛细血管中含有的不能通透的蛋白质产生的胶体渗透压；p_o 是毛细血管外附近组织液的流体静压力；π_o 组织液中蛋白质所产生的胶体渗透压。由于血浆和组织液中的可溶性物质的浓度相同，所以血浆和组织液的溶液渗透压的大小与毛细血管的滤过压无关。滤过压 p_f 为正值时，液体流出毛细血管；滤过压 p_f 为负值时，液体流入毛细血管。对于毛细血管是血窦的来说，滤过压只取决于毛细血管的血压和组织液的液压之差值。

(5)血浆、组织液和淋巴之间的动态平衡　靠近微动脉端的毛细血管的滤过压 p_f 是正值，所以一部分血浆成分的小分子及其离子扩散流出而进入组织间隙成为组织液。靠近微静脉端的毛细血管的滤过压 p_f 是负值，所以一部分组织液扩散流回毛细血管而成为血浆的一部分；剩余的组织液(包括全部的蛋白质)进入毛细淋巴管而成为淋巴，通过淋巴循环流回下腔静脉。这样以维持血液和组织液之间在数量和成分上的稳定。如果毛细血管血压升高或管壁通透性增大，或血浆渗透压降低，或淋巴回流障碍，都会导致组织液增加而出现组织水肿。

(四)心脏的搏动

心脏有节律的收缩和舒张产生了心跳或称心搏。心脏的自动节律性起源于心脏的一定部位，这个部位叫做起搏点。两栖类动物的起搏点是静脉窦，哺乳动物的静脉窦已经退化，只留下窦房结成为心脏的起搏点。实际上，心脏各部分的心肌都有自动节律性，但节律快慢不一，而心脏的起搏点是节律最高的部位，其他部分受到起搏点自动节律的影响和控制，使整个心脏都按它的节律搏动。起搏点是怎样影响、控制和统一心脏各部分心肌的节律性的呢？这是通过心脏特殊的传导系统来实现的。

1. 心的传导系统　心的传导系统由特殊分化了的、无收缩性的心肌自律细胞构成，其功能是自动节律性地产生并传导冲动，以维持心脏的节律性收缩。传导系统包括：窦房结、房室结、房室束及其分支(图 12-24)。

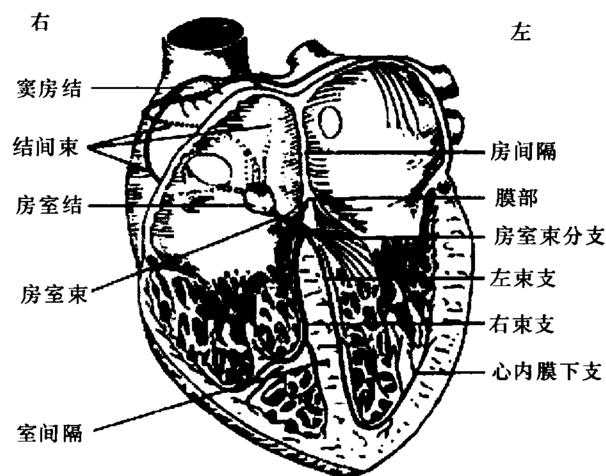


图 12-24　心脏的传导系统

(1)窦房结　位于上腔静脉与右心房交界处的心外膜深面，呈狭长的椭圆形，它自主性地发出节律性的兴奋传送到心房肌和房室结，是心脏的正常起搏器，又称为心脏的主导起搏点。源于这一起搏点的心脏搏动都称为窦性心律。

(2)房室结　位于房间隔下部、冠状窦口的前上方，呈扁椭圆形。正常情况下，房室结的作用是传导窦房结的冲动至心室肌纤维，但在窦房结障碍时，也可自主产生冲动，所以房室结属于潜在起搏点。源于这一起搏点的心脏搏动都称为交界性心律。

(3)房室束　起自房室结，经室间隔膜部下行，至室间隔肌部分为左、右束支，分别沿室间隔左、右两侧的心内膜深面下降，束支一再分支形成心内膜下支，分布于心室肌和乳头肌。房室束及其分支也属于潜在起搏点，源于这一起搏点的心脏搏动都称为室性心律。交界性心律和室性心律都是异常的心律。

心的传导系统能够自主地、节律性地产生并传导冲动，但它仍受植物性神经和体液的调节。

根据近年的研究，组成传导系的细胞可分以下三型：

(1)起搏细胞　简称P细胞。它存在于窦房结和房室结，细胞较小，呈梭形或多边形，包埋于一团较致密的结缔组织中。P细胞是心肌兴奋的起搏点。

(2)移行细胞　主要存在于窦房结和房室结的周边，起传导冲动的作用。该细胞呈细长形，较心肌细胞细而短。

(3)浦肯野纤维　它们组成房室束及其分支。该纤维能将冲动快速传导至心室各处。

2.心脏搏动的过程　窦房结按一定时间发生动作电位，传导到心房肌肉并使之收缩；同时通过结间束和心肌纤维而传到房室结，再经房室束及其分支的浦肯野氏纤维而到达心室的各部分心肌，引起心室的收缩。

心房的肌肉和心室的肌肉没有直接的联系，它们的协调收缩完全是靠房室结及房室束的活动而实现的。房室束和浦肯野氏纤维的传导速度比房、室细胞快得多，可以快10倍以上，所以心室的厚壁才能同时收缩。当窦房结失去作用时，房室结就成为心搏起动器而发挥作用。

3.心肌收缩的特性　就收缩性质和原理看，心肌与骨骼肌是基本相同的，但心肌的收缩也有自己的三个主要特性：同步收缩、不发生强直收缩、心肌收缩依赖外源性Ca^{2+}的内流。心肌细胞膜外Ca^{2+}少量内流，就能触发肌浆网终池释放大量Ca^{2+}，引起心肌收缩。在一定范围内，血浆中的Ca^{2+}浓度越高，Ca^{2+}内流越多，心肌收缩增强；反之则反之。植物性神经也是通过递质对心肌质膜上的Ca^{2+}通道的通透性调节来影响心脏搏动的。

4.心电图(ECG)　由于心肌的机能合体性，心脏搏动时，数目巨大的心肌细胞所产生的电流可以在身体各处探测到。将电极放到身体表面，可检测出心脏搏动时心肌细胞发生的电流变化，用心电仪记录下来，即成为心电图(图12-25)。一般可区分为P、Q、R、S、T五个波。P波代表心房的去极化(同时心房发生收缩)，QRS代表心室去极化，T波代表心室的复极化，P－R间期代表房室之间的传导时间，Q－T间期代表心室开始去极化到复极化结束所需要的时间。没有心房复极化的代表波，是因为这时正当心室去极化，被QRS波掩蔽了。

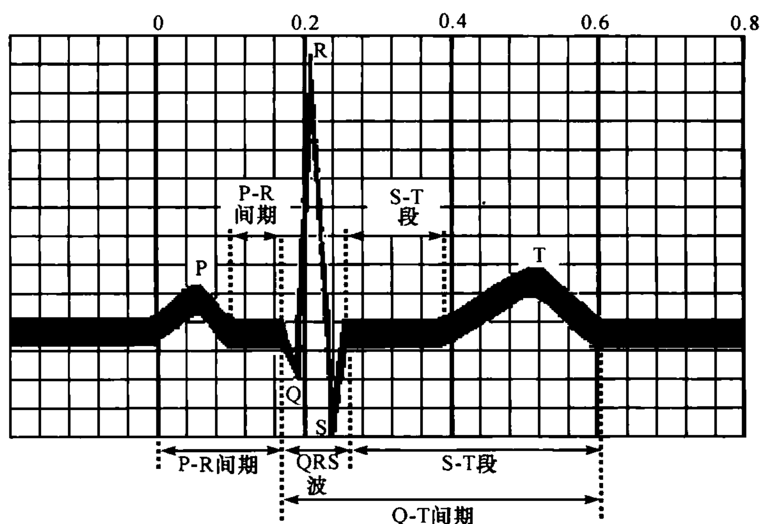
心电图反映兴奋在心脏内传播的过程，反映心脏的机能状况，已在临床上广泛应用于诊断心脏活动的病理变化。图12-25A、B表示兴奋传导阻滞引起的变化，P－R间隔延长。(A)、(B)为房室传导部分阻滞，其中，(A)由于冲动经过房室结的时间延长，P－R间隔增大，甚至冲动不能传播到心室，在P波之后没有QRS波。(B)由于房室传导阻滞，每隔一个P波之后没有QRS波。(C)P波以100次/分的速率有规律地出现，这代表心房的收缩；异常的QRS波也有规律地出现，不过速率低得多(45次/分)，这代表独立的心室起搏点的发放；心房到心室的传导完全阻滞，两者的活动完全分离；这表示更严重的阻滞，房室之间的电活动失去同步。

5.心动周期和心率　心房收缩后舒张，此时心室收缩；然后心房和心室同时舒张，直到下一次心房收缩之前为止，称为一个心动周期(图12-26)。这个特殊的过程，加上心脏中动脉瓣和房室瓣的存在，从而保证血液在心脏中定向流动。心动周期的长短与年龄、性别、身体素质等方面有关。心动周期婴儿比儿童、少年、成年快，女性稍快，身体素质差的人稍快。心动周期的长短主要与舒张期的长短有关。一个心动周期为0.8秒的心脏，其心房和心室的收缩与舒张在时间上的关系见表12-7。

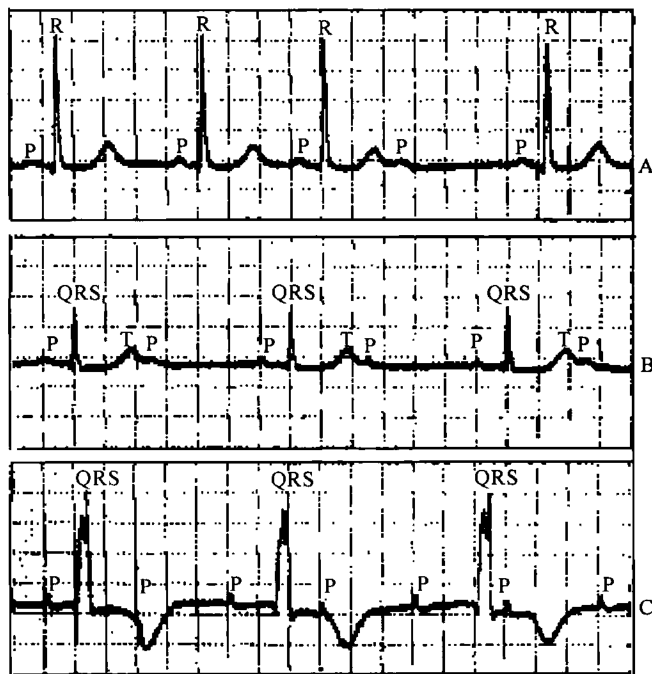
表12-7　0.8秒的心动周期的收缩与舒张在时间上的关系

一个心动周期	第0～0.1秒	第0.1～0.4秒	第0.4～0.8秒
心　房	收缩0.1秒	舒张0.7秒	
心　室	舒张0.1秒	收缩0.3秒	舒张0.4秒

由上述分析可知，无论是心房还是心室，舒张期都比收缩期更长，这样既可以让血液有足够的时间回流到心脏，同时也可以让心肌有足够的时间休息以便收缩时产生更大的压力。



正常人的心电图



异常心电图:A,B.为不完全房室传导阻滞；C.完全房室传导阻滞

图 12-25　人的心电图

心率就是每分钟心脏的搏动次数，在数值上等于心动周期的倒数。成年人的心率一般在 60～90 次/分，人均为 75 次/分；低于 60 次/分为心动过缓，高于 90 次/分为心动过速。足球、长跑等运动员的心率一般在 60 次/分以下。

一般说来，动物体积越大，心搏次数越少。例如，亚洲象心搏约 30 次/分，而一种体积最小的哺乳动物鼩鼱的心搏竟达 600 次/分。这与心腔大小及代谢率、散热能力有关。

6. 心输出量及其调节　心输出量有每分心输出量和每搏心输出量之分。每分心输出量是指每分钟一个心室向动脉泵入的血量；每搏心输出量是指一个心室每收缩一次向动脉注入的血量。心输出量通常就指每分心输出量。心输出量等于每搏心输出量与心率的乘积。例如，成人在静息时，心率为 72 次/分，每搏心

输出量为 70mL，即心输出量为 5L/分。在剧烈运动或强体力劳动时，心率可达到 180～200 次/分，每搏心输出量可达 150～170mL，这时的心输出量可增加到 30L/分。这说明心输出量可随机体的代谢需要而增加，同时也说明机体的机能有相当大的潜能。单位体重的心输出量，哺乳动物和鸟类的高于其他动物，而且身体小的高于身体大的。

心输出量的调节：心输出量的大小由心率和每搏心输出量决定，所以心输出量大小的调节是分别通过调节心率和每搏心输出量来实现的。心率的调节主要是通过交感神经、副交感神经和激素等对窦房结的节律性活动的共同调节来实现的；此外，体温、血浆渗透压对心率的快慢也有影响，但在正常情况下，交感神经和副交感神经的协调作用是最主要的。每搏心输出量的调节有心脏自身调节和神经一激素调节两种方式；心脏自身的调节是通过改变心肌舒张的幅度，来改变心肌收缩的力量，从而调节每搏心输出量，这样能使左右两心室的心输出量保持平衡；交感神经和肾上腺素有加强心室收缩的力量，从而增加每搏心输出量。

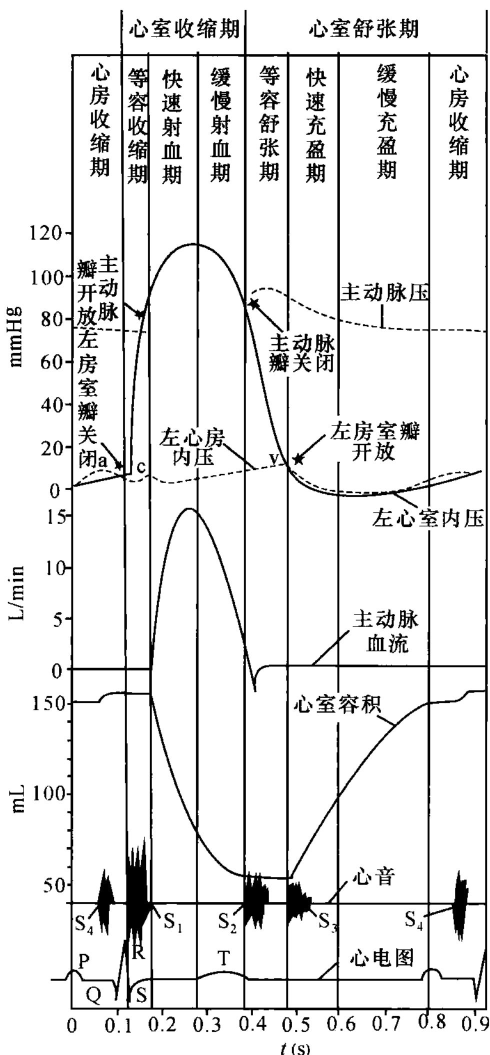


图 12-26　心动周期中的各种变化

（五）血　压

血液流经血管时对血管壁的侧压力，称为血压，单位通常是 kPa。通常情况下，血压的形成主要与心脏收缩（即心室的射血）和外周阻力有关，其中，心脏收缩是形成血压的动力。

1. 血管的部位与血压　血管不同部位的血压大小不相同，见图 12-27。心收缩压和心舒张压在血液离开流入大动脉时相差最大，以后随着血液的离心流动，差别越来越小。到了毛细血管，血压已没有收缩压和舒张压的区别了。

通常讲的血压是指上臂肱动脉的血压，健康成年人的收缩压约为 14.7kPa，正常范围是 12～18.7 kPa；舒张压约为 9.3kPa，正常范围是 8～12kPa；表示方法为“14.7/9.3”。收缩压低于 12kPa，称为低血压；舒张压高于 12kPa，称为高血压。血压过低，血液不能顺利通过血管而达到各组织，特别是人体中高于心脏的各部位，如头部不能得到充分的血液供应。反之，血压过高，心脏负担太重，易出现心悸、气促以及其他心脏病变，血管也易于损伤破坏。

收缩压和舒张压的差值称为脉压，正常成人为 4～5.3 kPa。平均动脉压＝舒张压＋1/3 的脉压。这是因为，一个心动周期为 0.8s，其心室舒张期 0.5s，收缩期 0.3s。

2. 身体状态与血压　在人的心脏水平，由于心脏收缩、舒张，动脉压的平均值为 13.33 kPa（100mmHg）；若身体平卧，头部和脚部的动脉压大致相等；若身体直立，头部动脉压减小，脚部动脉压增加（图 12-28）。如果身体直立不动，则脚部静脉中的流体静压力会增加毛细血管的血压（足背静脉压约 11.33 kPa），使血液中的液体转移到组织中，长时间会引起脚部肿胀。如果腿部活动，如行走，肌肉活动挤压旁边的静脉（和淋巴管），促进其中的血液（和淋巴液）回流心脏，有降低脚部毛细血管血压（和组织液压力）的作用（此时足背静脉压只有约 4 kPa）。可见，同一部位血管的血压与动物体的站立、行走的状态不同而不同。

由于液体静压力的存在，长颈鹿的头高出心脏约 2m，需要比人更高的动脉压来维持头部的血液供给。长颈鹿心脏处的动脉压约为 34.66 kPa，比人的 13.33 kPa 要高得多。所以长颈鹿的动脉管壁特别厚，足以维持如此高的血压。

3. 影响血压的因素　主要有：每搏心输出量、心率、外周阻力、大动脉的弹性、循环血量、血液的黏滞性。主动脉和大动脉的血管口径变化梯度很小；从小动脉到微动脉其血管口径急剧变小；毛细血管口径虽小，但

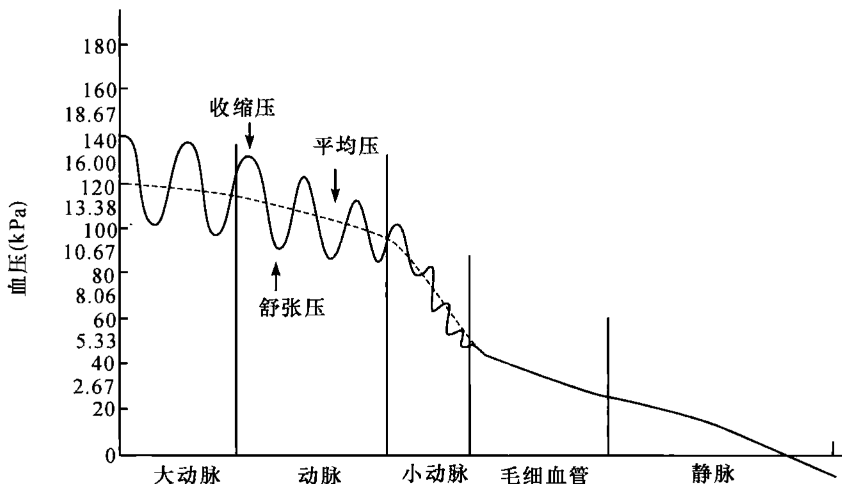


图 12-27　人循环系统各部位血压

数目极多，总横断面最大。因此，外周阻力主要取决于小动脉和微动脉平滑肌的舒张和收缩状况，血液在小动脉和微动脉中流动的过程中血压会显著下降(图 12-27)。小动脉和微动脉的平滑肌受神经和体液的调节，通过改变外周阻力而影响动脉血压。大动脉的弹性与年龄有关，循环血量只是在一次失血过多或出汗过多或腹泻严重时会减少。

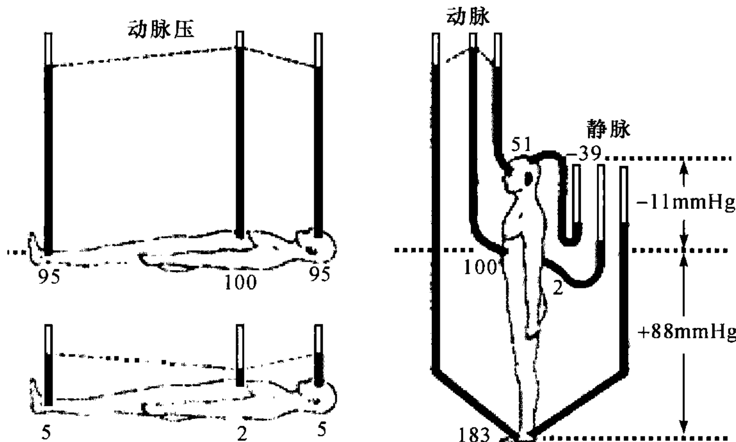


图 12-28　身体位置对动脉压和静脉压的影响
(以右心房作为参照水平，压强以 mmHg 计)

(六)血流速度

血液在血管中的流速是不恒定的，在动脉中比在静脉中快，在较大的动脉中的流速约为 30cm/s；而在较大的静脉中，只有 8cm/s；在毛细血管中最慢，不超过 1cm/s。

血流速度可以通过泊肃叶定律(Poiseuilli law)来计算：$Q=\Delta p/R$。其中，Q 是某血管中的血流速度，Δp 这根血管两端的血压差，R 为血流阻力。

血流阻力 R 是血液在血管中流动所遇到的阻力，主要来源于流动时血液内摩擦及血液与管壁间的摩擦，可用公式表示：$R=8\eta L/\pi r^4$。式中的 η 为血液的黏滞度，L 为血管的长度，r 为血管的半径。

(七)脉　搏

脉搏一般只发生在动脉上，静脉和毛细血管的搏动不明显甚至根本不存在。脉搏是血液中压力与容积变化引起血管壁搏动的能量传递，为主动脉弓的搏动沿着动脉管壁向外周传播的搏动波，并非是血液在血管内的流动所引起。切脉可以反映心率和节律、心缩力和血管弹性、主动脉瓣的狭窄程度和关闭情况。

(八)心血管功能的调节

心血管功能的调节作用主要表现在血压的相对恒定和为组织提供足够的血量。

1. 循环系统功能调节的基本特点

(1)各组织血流量的大小是由组织本身活动的强弱来决定的，与心输出量大小的变化关系不大。

(2)心输出量与回心血量总是平衡的。这一过程往往也有神经参与调节。

(3)血压的大小受多种因素综合调节。详见“影响血压的因素”。

2. 神经调节　在生理学中，将中枢神经系统中与控制心血管活动有关的神经元集中的部位都称为心血管中枢。控制心血管活动的神经元并不是只集中在中枢神经系统的一个部位，而是在中枢神经系统从脊髓到大脑皮质的各个水平，它们相互联系，根据机体的需要，协调控制整个心血管系统的活动。最重要的心血管中枢位于脑干的延髓中，靠近呼吸中枢。

3. 体液调节　包括肾上腺素和去甲肾上腺素、醛固酮、血管升压素、前列腺素、组织胺、血管内皮生成的血管活性物质，以及其他多种体液因素的调节。

4. 自身调节　在没有神经和体液因素的调节时，心血管自身也存在一定的调节能力，其机制主要有二：

(1)代谢性自身调节机制　器官血流量的自身调节主要由局部组织中的代谢产物浓度决定。各组织的微血管随时都在监察其本身组织代谢活动的变化，如氧气和营养供应不足、废物堆积较多就会直接使微动脉和毛细血管的前括约肌舒张，使组织的供血量增加；反之，会直接使微动脉和毛细血管的前括约肌收缩，组织供血量下降到原来水平。

(2)肌源性自身调节机制　许多血管平滑肌本身经常保持一定的紧张性收缩，称为肌源性活动。当血管平滑肌被牵张时，其肌源性活动加强，反之则减弱。这种现象在毛细血管前阻力血管段特别明显。

(九)血　液

人体的体液约占体重的60%，其中细胞内液约占体重的40%，细胞外液约占体重的20%(血浆占5%，组织液占15%，淋巴液、脑脊液和腔膜内液很少)。体液成分见表12-8，其中在细胞外液中，阴、阳离子的含量分别以 Cl^- 和 Na^+ 为最高；在细胞内液中，阴、阳离子分别以蛋白质和 K^+ 为最高。

表12-8　人体各部分体液中电解质的含量(mmol/L)

阳离子	血浆	组织液	细胞内液	阴离子	血浆	组织液	细胞内液
Na^+	142	145	12	Cl^-	104	117	4
K^+	4.3	4.4	139	HCO_3^-	24	27	12
Ca^{2+}	2.5	2.4	<0.001	$HPO_4^{2-}/H_2PO_4^-$	2	2.3	29
Mg^{2+}	1.1	1.1	1.6	蛋白质	14	0.4	54
				其他	5.9	6.2	53.6
总计	149.9	152.9	152.6	总计	149.9	152.9	152.6

人体血液的总量和体重也是相关的，体重70kg的人约有5.6L血液，约占7～8%。血液有血浆和血细胞两部分：血浆约占血液总量的55%，血细胞约占45%。血细胞包括红细胞、白细胞和凝细胞三类，它们都来自于共同的造血干细胞(图12-29)。造血干细胞在胚胎早期位于卵黄囊中，第2个月开始在肝和脾中，第四个月后主要在骨髓中，到婴儿时几乎只在骨髓中，成人的造血干细胞位于红骨髓中。血液的机能可以概括为三方面：运载与联系作用；防御作用；维持内环境的稳定(包括成分、种类及其数量)。

1. 血浆

(1)血浆的理化性质和主要成分　血浆略带黄色，微碱性(pH7.35～7.45)，其中溶有多种物质，如无机盐离子、蛋白质及氨基酸、葡萄糖、脂类、激素、抗体、维生素以及溶解状态的 O_2、CO_2、N_2 等，而水分占有91%～92%。

血浆蛋白可分为三大类，包括：①纤维蛋白原，在血液凝固时成为不溶于水的纤维蛋白。②白蛋白，又称血清蛋白，为一类分子较小、球状、能溶于水的蛋白质。其中，血清白蛋白占血清总量的50%以上，有维持血液正常渗透压、作为脂肪酸的运载体等多种生理功能。③球蛋白，有多种类型，其中的γ-球蛋白就是抗体，具有免疫作用；其他球蛋白具有运输某些物质的作用。血清蛋白和大多数球蛋白(不包括抗体)主要在肝脏中合成。

血浆蛋白的生理功能主要有：形成血浆胶体渗透压；作为载体运输激素、离子、代谢产物、某些异物(包括药物)等小分子物质；免疫；营养；缓冲pH；参与血液凝固、生理止血及纤维蛋白溶解等过程。

(2)血浆渗透压　由于血浆中含有无机盐等溶质和蛋白质等胶体物质，所以血浆渗透压包括溶液渗透压和胶体渗透压两种，前者占绝对优势。稳定的血浆渗透压是保证组织细胞正常形态和功能的基础。

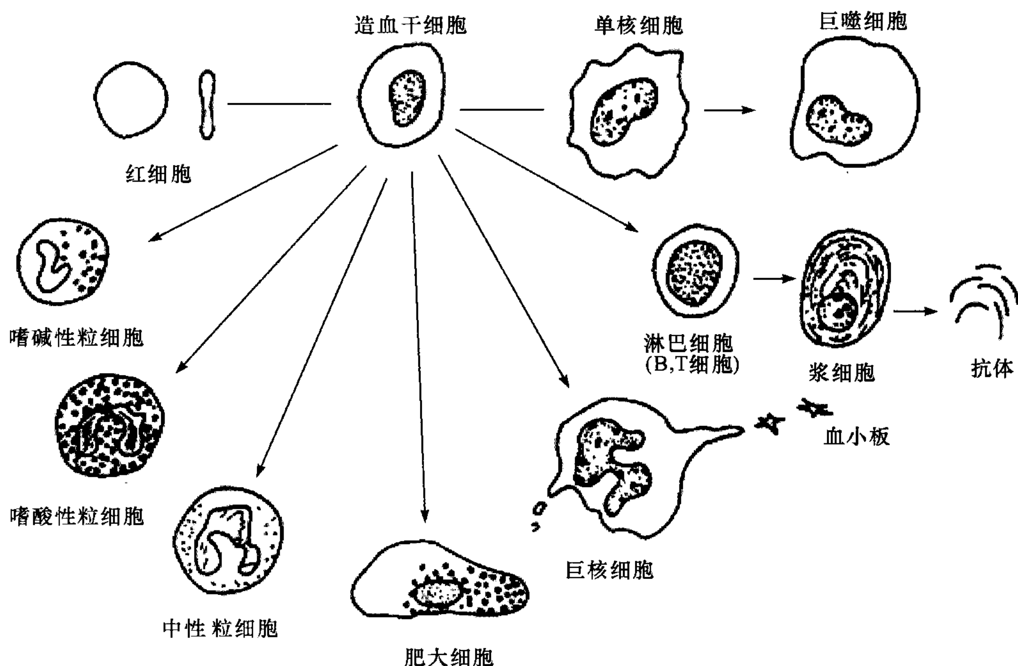


图 12-29 造血干细胞分裂分化而成各种血细胞

①血浆的溶液渗透压 哺乳动物血浆中的无机盐及其离子约占血浆总量的 0.9%，其中 2/3 以上是 NaCl 及其离子；此外，血液中阳离子主要还有 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 等，阴离子主要还有 HCO_3^-、HPO_4^{2-}、$H_2PO_4^-$ 以及 SO_4^{2-} 等，而以 HCO_3^- 为最多。这些无机离子和其他可溶性物质的存在形成了血浆的溶液渗透压，又称晶体渗透压（在体温 37℃时，人的溶液渗透压为 770 kPa），其中无机盐及其离子是构成溶液渗透压的最主要部分，也是构成血浆参透压的最主要部分。0.9%的 NaCl 溶液和 5%的葡萄糖溶液与哺乳类血浆是等渗的，因此将 0.9%的 NaCl 溶液作为哺乳动物的生理盐水。两栖类的血浆渗透压与 0.65%的 NaCl 溶液等渗。

②血浆的胶体渗透压 脊椎动物的血浆蛋白质占血浆总量的 7%～9%，蛋白质具有高亲水性，由此产生了约 3.3kPa 的血浆胶体渗透压。

(3)血浆的作用 脊椎动物的血浆具有运输、免疫、稳定各种理化性质（渗透压、pH 值、血糖浓度）等重要作用。无脊椎动物的血浆由于含有大量的呼吸色素，因而还具有运输 O_2 的作用。

(4)血清 血液凝固后析出的淡黄色透明液体称为血清。血清是除去纤维蛋白原的血浆。

2.红细胞

(1)红细胞的含量 成年人每立方毫米血液含有的红细胞，男的约 500 万个（450 万～550 万），女的约 420 万个（380 万～460 万）。健康状况以及地区的海拔高度都会影响血液中红细胞的含量。例如，世居在 5500m 以上高山区的秘鲁人每立方毫米血液含有红细胞可达 830 万个（血红蛋白总量也更高，心脏一般较大，心率一般较低，这是遗传还是后天获得，还有待于研究），新生婴儿可达 600 万～700 万个，到三个月时就与成人相同了。

(2)红细胞的形态结构特点 无脊椎动物的呼吸色素全部存在于血浆中，这样血浆不能含有太多的呼吸色素，否则血浆就不易流动；脊椎动物的呼吸色素全部存在于红细胞中，这样可以容纳更多的呼吸色素，提高输氧能力，具有进化意义。

人的红细胞是两面凹的圆饼状，内含血红蛋白和碳酸酐酶，分别具有携带氧气和使红细胞具有运输 CO_2 的能力。哺乳动物的红细胞在发育早期有细胞核和各种细胞器，随着红细胞的成熟发育，血红蛋白分子迅速增加，达到红细胞干重的 90%（约含 280 万个血红蛋白分子），这时红细胞中的核和各种细胞器都失去了，红细胞成了一个富含血红蛋白的无核细胞而进入血液循环中去。其他脊椎动物的红细胞都有细胞核。

(3)红细胞的寿命　人红细胞的寿命约有 120 天，红细胞死后的残骸由肝脏、脾脏中的巨噬细胞吞食。人的红骨髓产生红细胞的能力很强，新生红细胞可补充每秒约 300 万红细胞的死亡。大出血后，骨髓能以 4 倍于正常的速度增生血细胞。

(4)红细胞的机能　主要是运输氧气和二氧化碳。

3. 白细胞

(1)白细胞的含量　一般成年人的白细胞数在 4000～10000 个/mm^3 血液的范围内变动，具体数目与人的不同生理状态有关。如在运动、失血、妊娠及炎症等情况下，其数目均会有提高。

(2)白细胞的形态结构特点　有细胞核，形态多样(图 12-29)，有的还可以伸出伪足做变形运动穿过毛细血管壁而进入遍布全身的组织液和结缔组织中，因此在体内各处的结缔组织及淋巴系统中也存在一些白细胞。

表 12-9　人的白细胞类型和作用

<table>
<tr><th colspan="2">类　型</th><th>占白细胞比例(%)</th><th colspan="2">形态、瑞氏染色反应</th><th>作　用</th></tr>
<tr><td rowspan="3">颗粒细胞</td><td>嗜中性</td><td>50～70</td><td>颗粒染色淡</td><td rowspan="3">核分叶，质多颗粒</td><td>吞噬细菌或异物</td></tr>
<tr><td>嗜酸性</td><td>1～5</td><td>颗粒少，红色</td><td>防御寄生虫，破坏抗原抗体复合物，参与脱敏反应</td></tr>
<tr><td>嗜碱性</td><td>1</td><td>颗粒大，深蓝</td><td>含有肝素，释放组织胺和 5-羟色胺，引起过敏反应</td></tr>
<tr><td colspan="2">单核细胞</td><td>3～8</td><td colspan="2">核大而圆，深蓝，质多</td><td>吞　噬</td></tr>
<tr><td colspan="2">淋巴细胞</td><td>20～35</td><td colspan="2">核不分叶、大而圆，深蓝，质少</td><td>特异性免疫</td></tr>
<tr><td colspan="2">杀伤细胞</td><td></td><td colspan="2"></td><td>能杀死已与抗体结合的抗原</td></tr>
</table>

(3)白细胞的类型和作用　根据细胞核的形状和细胞质中颗粒的特性，白细胞可分为六类，如图 12-29 和表 12-9。根据功能的不同，又可将白细胞大致分为吞噬细胞与免疫细胞。其中，吞噬细胞主要指中性粒细胞和单核细胞以及由单核细胞特化成的巨噬细胞，免疫细胞主要指淋巴细胞。吞噬细胞靠吞噬处理异物参与炎性反应，起非特异性免疫作用。因此，白细胞的功能是保护身体，使身体不受病原体和外物的侵袭。

颗粒白细胞的细胞质颗粒是溶酶体和分泌粒。

嗜中性粒细胞是最多的粒细胞，具有很强的变形运动、趋化性和吞噬细菌的能力。当细菌和其他外物侵入或当器官损伤出现坏死组织时，颗粒白细胞和单核细胞能穿过毛细血管壁吞噬细菌或坏死组织的碎片；但它们大量吞噬细菌后自己也会死亡。皮肤感染后发炎化脓，脓就是与细菌同归于尽的白细胞和破碎的组织。

单核细胞在血液中的吞噬能力较弱，当它们渗出血管外进入组织(肝、脾、肺及淋巴结等部位)分化成巨噬细胞时，吞噬能力大大加强。巨噬细胞主要作用于细胞内的致病物，如病毒和原虫等。此外，巨噬细胞还参与激活淋巴细胞的特异性免疫功能，并能识别和杀伤肿瘤细胞，清除变性的血浆蛋白、衰老损伤的红细胞和血小板。

4. 凝细胞　这是在血液凝结中起重要作用的一类细胞。哺乳类以外的所有其他脊椎动物，凝细胞是有核的完整细胞。但在哺乳类，凝细胞很小，球形或盘形，无核，是骨髓中由一种称为巨核细胞的表面脱落下来的碎片，不是完整的但又有代谢能力的小块细胞，所以又名血小板。人的血小板每立方毫米血液约有 10 万～30 万个。

5. 血液凝结　血液凝结可以使动物的伤口迅速封闭，防止血液大量流失，同时也有阻挡病原体入侵的作用。

血液凝结的大致过程是：血液流出血管的伤口时，血浆中可溶性的纤维蛋白原转变成不溶性的纤维蛋白并把血细胞围成血块。血凝是一个十分复杂的过程，包括一系列的级联反应，其中血小板与创伤面接触是这个级联反应的原初反应。除血小板外，至少有 15 种凝血因子参与血凝过程。血友病就是由于血液缺乏凝结能力，出血不止而可能导致死亡的一种遗传病。

血管内壁上缺少促使血液凝结的因子，并且血液中还含有一些抗凝因子，如肝素、抗凝血酶等，所以血液在血管中不会凝结。

一些无脊椎动物的血液不凝固,它们靠肌肉收缩来封闭伤口,防止流血。

6.凝集、血型和输血

(1)凝集　正常情况下红细胞是均匀分布在血液中的,当加入其他个体的血清使均匀悬浮在血液中的红细胞聚集成团,这就是凝集。这种红细胞的凝集过程是一种免疫反应,如果发生在血管中会堵塞血管,阻断血液流动。在人类的红细胞膜上有一种糖蛋白和糖脂构成的抗原,称为凝集原;血清中有相应的抗体,称为凝集素。但同一人体内的血清中不存在能与自己红细胞膜上的抗原起免疫反应的凝集素。

(2)血型　现在已经知道,在人类的红细胞膜上存在着几十种抗原,每种抗原都能引起抗原一抗体反应。按不同的抗原划分标准,可有多种血型系统。在临床上 ABO 系统和 Rh 系统是最有意义的。除了 ABO 系统和 Rh 系统外,其他因子很少会引起输血反应。

①ABO 血型系统　这一血型系统只有两种凝集原和相应的两种凝集素。按照抗原、抗体的不同可划分四种血型,这在临床上有重要的意义。具体见表 12-10。

表 12-10　ABO 血型系统

血　型	红细胞膜上的 A 或 B 凝集原	血清中凝集素类型
O 型	无	抗 A、抗 B
A 型	A	抗 B
B 型	B	抗 A
AB 型	A 和 B	无

其中:抗 A 凝集素能使具有 A 凝集原的红细胞之间发生凝集反应;同样,抗 B 凝集素能使具有 B 凝集原的红细胞之间发生凝集反应。

②Rh 血型系统　在人类中,还发现有人的红细胞膜上有另一种抗原,叫 Rh 因子,它的抗体叫抗 Rh 凝集素,即抗 Rh 血清能使具有 Rh 因子的红细胞发生凝集反应。我国汉族和大部分兄弟民族中 99%的人红细胞中含有 Rh 因子,称 Rh 阳性(Rh^+),其他人为 Rh 阴性(Rh^-)。

正常人的血清中都没有抗 Rh 凝集素,只有 Rh^- 的人输入了 Rh^+ 的血液,血清中才会产生抗 Rh 凝集素。如果这位 Rh^- 再次输入 Rh^+ 的血液时,Rh^+ 红细胞之间就会发生凝集反应。如果 Rh^- 女性与 Rh^- 男性结婚,由于 Rh 因子是显性遗传的,胎儿有可能是 Rh^+;如果在怀孕后期或在分娩时出现胎盘血管破裂,Rh^- 胎儿的血液就有可能进入母体血液,并诱导母体产生抗 Rh 凝集素;这样,如果怀上第二胎并发生渗血时,母体的抗 Rh 凝集素大量进入胎儿就会引起死胎;同时由于胎儿血液大量进入母体并造成生命危险。

(3)输血　输血就是将供血者的血液输入受血者体内的过程。输血必须遵循的一个原则是:供血者的血液进入受血者的血管中,不会引起凝集反应。所以,一般情况下应输同型血;但在少量且缓慢输血时,也可以考虑输异型血,只要受血者的血清不会使供血者红细胞发生凝集反应便可。如 O 型血可输给其他三种血型的病人,AB 型的病人可接受其他三种血型的血液。

由于血型系统有多种类型,所以,对于某一血型系统来说虽然供血者和受血者血型是相同的,也必须在输血前做交叉配血试验。

(十)淋巴的形成与回流

除脑以外的组织中,血经动脉运行至毛细血管后,其中部分液体物质透过毛细血管壁进入组织间隙形成组织液,与细胞进行物质交换后大部分(约 90%)经毛细血管静脉端回收入血,多余的组织液(约 10%)便渗入毛细淋巴管内成为淋巴。在毛细血管滤出的组织液中,含有少量血浆蛋白,不能重吸收,但可以单方向进入毛细淋巴管内而成为淋巴的成分。

淋巴经各级淋巴管和沿途许多淋巴结的滤过,最后分别注入左、右锁骨下静脉(图 12-30),回到右心房。可见,淋巴回流的重要意义主要表现在:①淋巴管系是静脉的辅助结构,在平衡血浆与组织液的过程中起到极为重要的作用;②小肠绒毛吸收的脂肪 80%～90%都是直接进入毛细淋巴管而后进入血液的;③回收组织液中的蛋白质入血;④淋巴回流经过淋巴结的过程中,其中的病原体能被清除;⑤淋巴结可产生淋巴细胞和浆细胞,具有免疫防御功能。

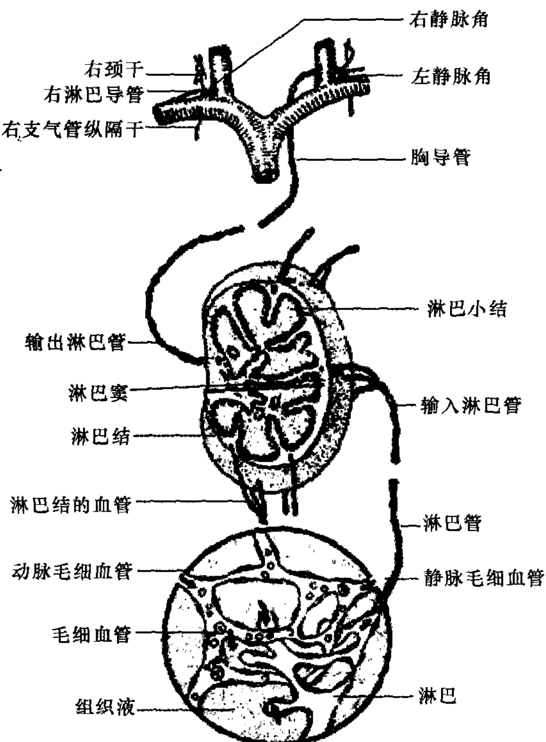


图 12-30　淋巴生成及回流

淋巴液在淋巴管中的流速缓慢，大约相当于静脉血流速度的1/10。淋巴流动的动力是淋巴管附近的肌肉收缩、动脉搏动等带来的压力；鱼类和爬行类在主要的一些淋巴管上还存在特化的淋巴管，其管腔较大且管壁肌层较厚，能有节律的收缩和舒张，称为淋巴心。在一些哺乳动物中，如豚鼠等也存在淋巴心结构。淋巴心是淋巴流动的动力器官之一。

四、排泄和渗透调节

排泄是指机体将体液中的代谢废物排出体外的过程。代谢废物就是代谢终产物，主要是CO_2、含氮废物（如NH_3、尿素、尿酸等），此外是过多的水和无机盐等。体液就是动物体内的液体，包括细胞内液体和细胞外液体。细胞外液就是细胞赖以生存的内部环境，即内环境。

由于组织细胞既不能过多吸水也不能过多失水，所以维持内环境渗透压的稳定性非常重要。内环境渗透压的大小最主要是由内环境中水和盐类的相对浓度来决定的。所以体内水分和盐类含量的调节就叫渗透调节。

排泄和渗透调节的意义就在于有助于维持细胞内环境理化特性的动态平衡，以保证处于内环境中的细胞能进行正常生命活动。

排遗不同于排泄，排遗是消化道（管）或机体对食物残渣的排出过程。

（一）无脊椎动物的排泄和渗透调节

无脊椎动物的排泄结构或器官有伸缩泡、原肾管、后肾管和马氏管等，其主要特点归纳见表12-11。后肾管的功能与原肾管有很大不同，后肾管主要起排废物作用，也不再深入到躯体各组织部分去吸收代谢废物，代谢废物由血液和体腔液运送给后肾管，由后肾管加工成尿排出，所以后肾管与脊椎动物的肾是同功器官（但不同源）。节肢动物中有些种类的排泄器官是腺体，与后肾管同源又同功，一般为囊状结构，如甲壳类的绿腺、颚腺，蛛形纲幼体的基节腺等。

表 12-11　无脊椎动物的主要排泄结构

排泄结构	胚层来源	结构特点	主要功能	相应动物
伸缩泡	一种细胞器	膜状的结构	排出过多的水，也排出溶于水中的少部分含氮废物	淡水中的原生动物、海绵动物
原肾管	外胚层	管状多分支，以排泄孔开口于体表		淡水中的扁形动物和假体腔动物
后肾管	外胚层和中胚层	单管状，一端以盲端或肾口开口于体腔，另一端以排泄孔开口于体表或消化道。管外缠绕毛细血管网	排泄液态的尿素、氨等废物	真体腔无脊椎动物，如软体动物、环节动物和节肢动物的蛛形纲幼体和甲壳纲动物等
马氏管	内胚层（蛛形纲）或外胚层（昆虫纲）	单管状，一端以盲端分布于混合体腔，另一端开口于中后肠交接处	排泄以尿酸为主的固态废物	昆虫纲、多足纲、蛛形纲动物

（二）脊椎动物的排泄和渗透调节

由于脊椎动物的循环系统很发达，代谢废物由循环系统运输，所以排泄器官不是分散的而是集中成以肾脏为主的泌尿系统。脊椎动物典型的泌尿系统包括肾脏、输尿管、膀胱和尿道，各部分结构与人的类似。脊椎动物的渗透调节和排泄主要是通过尿液的形成及其调节来实现的，此外还有排汗、排便排出胆色素和呼出 CO_2 等；饮食与渗透调节也有关系。下面以哺乳动物和人为例来加以说明。

人的尿液的形成过程包括肾小球的滤过作用、近曲小管的重吸收作用、远曲小管的分泌作用和收集管的浓缩作用。尿液形成的调节包括尿浓度的调节和保钠排钾的调节，这主要分别通过下丘脑分泌抗利尿激素和肾上腺皮质分泌醛固酮来调节。

1. 与尿液形成直接有关的肾脏结构　这部分结构包括肾单位和集合小管。

（1）肾单位　肾单位是肾脏的结构和功能的基本单位。包括肾小体和肾小管两部分。

①肾小体　肾小体由肾小球和肾小囊组成（图 12-31）。分布于肾的皮质部分。

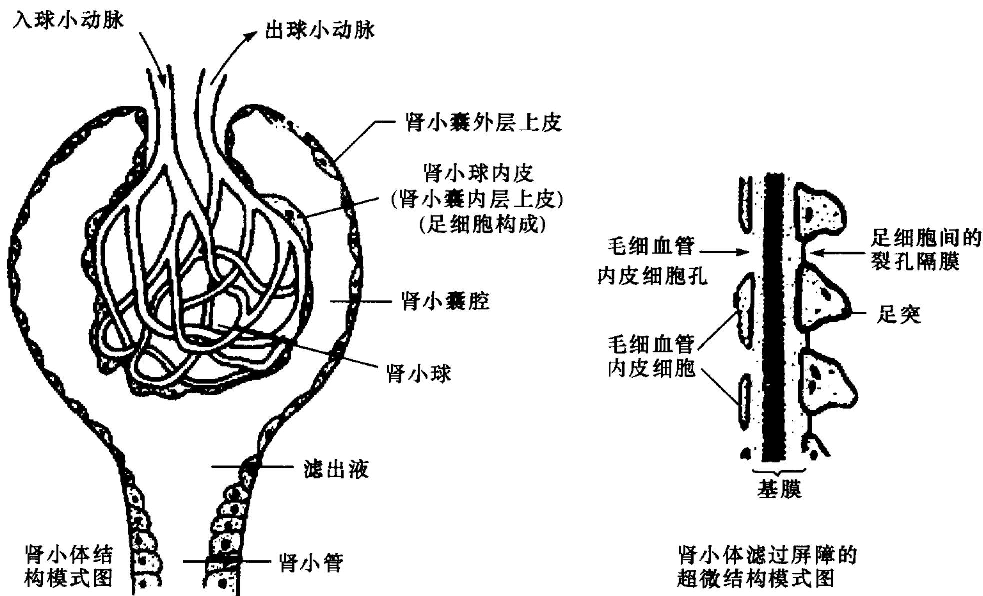


图 12-31　肾小体及其滤过屏障的结构模式图

肾小球是被肾小囊包裹的一团毛细血管球，其毛血管壁由有孔的上皮细胞构成。一条入球小动脉进入肾小囊内，分成 3～5 支，每支再分支形成网状毛细血管袢，继而汇成一条出球小动脉又离开肾小囊。入球小动脉较出球小动脉粗，管腔也大，使肾小球内保持较高的滤过压。

肾小囊是肾小管盲端膨大凹陷而成的双层囊。囊壁分为内、外两层，两层之间的腔隙为肾小囊腔。囊的外层为单层扁平上皮，称肾小囊上皮；囊的内层上皮称为肾小球上皮。肾小球上皮具有许多突起的足细胞，足细胞之间有直径约 25nm 的裂孔，孔上覆盖有裂孔隔膜。肾小球毛细血管内皮为有孔型，其孔径约 50～100nm，孔上无膜。毛细血管内皮细胞和足细胞之间有共同的基膜。当血流经过肾小球毛细血管时，管内压力较高，血浆中的大部分小分子及其离子都能经过有孔内皮、基膜和裂孔隔膜滤入肾小囊腔成为原尿，这三层结构称为滤过屏障。若滤过屏障受损，则大分子蛋白质甚至血细胞均可漏出，导致蛋白尿或血尿。

②肾小管　是由单层上皮细胞围成的小管，可依次分为近端小管、细段和远端小管三部分（图 12-32）。

近端小管分曲部和直部。曲部即为近曲小管，管壁上皮细胞内侧游离面有微绒毛，因而曲部具有很强的重吸收能力。直部即为髓袢降支的粗段，称髓袢的第一段，其结构与曲部基本相同。近端小管是原尿重吸收的主要场所，同时通过分泌和排泄的方式将血液中的一些代谢终产物排入管腔内。

细段为髓袢的第二段，分降支细段和升支细段。管径细，管壁很薄，仅为单层扁平上皮。

远端小管也分为直部和曲部。直部构成髓袢的第三段，也就是髓袢升支的粗段。直部和曲部相似，管腔较大而规则。直部的上皮细胞质膜内褶上有丰富的 Na^{+}-K^{+} 泵，能主动向间质（即肾小管外的组织液）泵

出 Na^+，但不透水。远端小管曲部在醛固酮的作用下，有吸钠和排钾的作用；在抗利尿激素的作用下，增强对尿液的浓缩能力；还可分泌 H^+ 和氨，对维持血的酸碱平衡有重要作用。

(2)集合小管　集合小管管壁由一层上皮细胞构成，也具有重吸收水和吸 Na^+ 排 K^+ 的作用。这一过程分别受抗利尿激素和醛固酮的促进。

2. 肾的血循环特点

(1)肾动脉直接起于腹主动脉，短而粗，血流量大，约占心输出量的 1/4。

(2)肾小球的毛细血管两端皆为小动脉，入球小动脉管径比出球小动脉粗，出球小动脉的平滑肌收缩又可主动调节肾小球内的血压。

(3)肾内血管通路中出现两次毛细血管，肾小球毛细血管和球后毛细血管网，球后毛细血管网内的血液胶体渗透压甚高，有利于肾小管上皮重吸收。

(4)髓质内直小血管袢与髓袢伴行，有利于肾小管集合小管的重吸收和尿液的浓缩。

3. 肾血流量的调节　包括自身调节、神经调节和体液调节。入球小动脉和出球小动脉的交感神经支配最为显著，其缩血管作用也最强；迄今尚未发现有副交感神经支配肾。人体在清醒、静息与平卧的情况下，肾交感神经的传出冲动极少，肾血流量最大；人体站立或精神紧张时，肾交感神经缩血管作用增强，肾血流量降低；在肌肉运动或情绪激动时，肾交感神经的缩血管作用更强，肾血流量明显减少。体液中的去甲肾上腺素、肾上腺素和血管紧张素Ⅱ对入球和出球小动脉都有较强的缩血管作用，而前列腺素有舒张肾血管的作用。在正常生理情况下，这些激素产生很少，几乎不起作用；在失血时，有缩血管作用的激素分泌增加，肾血流量明显减少；在大失血时，前列腺素分泌增加，以对抗肾交感神经和血管紧张素Ⅱ的作用，避免肾缺血。

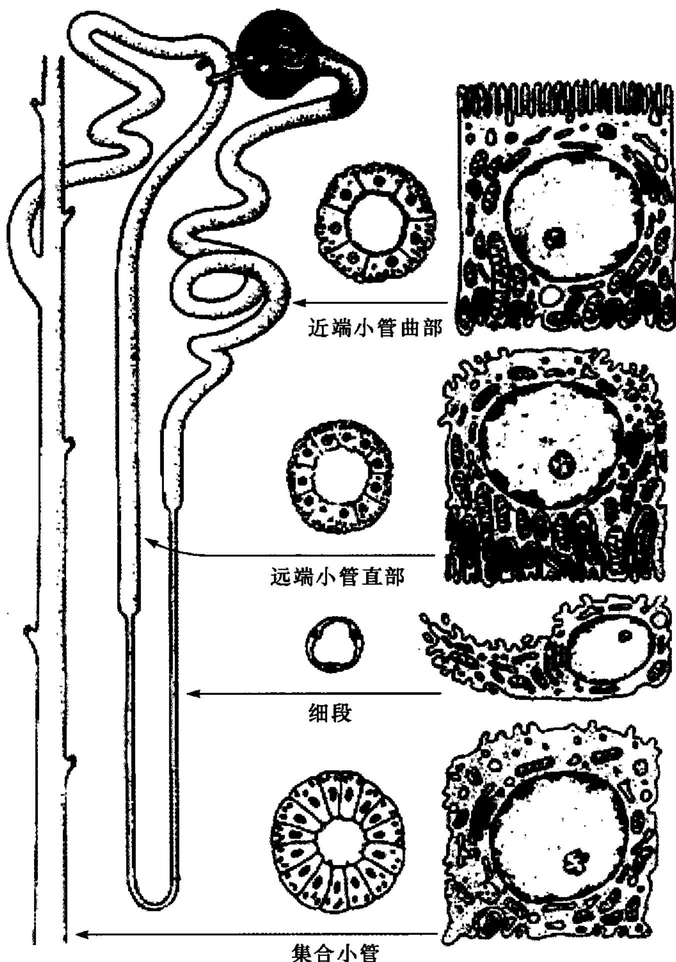


图 12-32　泌尿小管各段上皮细胞模式图

4. 尿液的形成过程

(1)滤过作用发生在肾小体中

①滤过的物质　当动脉血通过入球小动脉进入肾小球时，血浆中的小分子及其离子都可以无选择性地通过肾小球毛细血管壁和紧贴着的肾小囊内壁，被动进入肾小囊腔中而成为滤出液（即原尿）；其余小分子及其离子和几乎全部的大分子蛋白质连同全部的血细胞一起进入出球小动脉。

②滤过的动力及其结构基础　这一滤过作用无需消耗 ATP，在肾小球毛细血管壁和肾小囊内壁上皮细胞之间有一定的裂隙，入球小动脉口径比出球小动脉的口径要大。因此，肾小球中血液的流体静压力就是滤过的动力。当然，肾小球内的血浆蛋白的胶体渗透压和肾小囊腔中的囊内压也会对滤过作用产生一定的阻碍作用。即：

有效滤过压 ＝ 肾小球内血压 －（血浆胶体渗透压 ＋ 囊内压）

(2)重吸收作用主要发生在近曲小管上　见表 12-12。具体的重吸收方式有：Na^+ 在游离面与 HCO_3^-、

Cl^-、PO_4^{3-} 和葡萄糖、氨基酸等共运输，与 H^+ 反向运输；髓袢升支粗段中，Na^+ 在游离面与 K^+ 和 Cl^- 共运输。

表 12-12　原尿各成分在流经肾小管各段和集合管的过程中被重吸收或分泌的情况

<table>
<tr><th></th><th>近曲小管</th><th>髓袢降支粗段</th><th>髓袢降支细段</th><th>髓袢升支细段</th><th>髓袢升支粗段</th><th>远曲小管</th><th>集合管</th><th>终尿占原尿的比例</th><th>备　注</th></tr>
<tr><td rowspan="2">水</td><td rowspan="2">65%～70%吸收</td><td>吸收</td><td>吸收</td><td rowspan="2">无</td><td rowspan="2">无</td><td colspan="2">吸收量受抗利尿激素调节</td><td rowspan="2">受抗利尿激素调节。一般占 1%</td><td rowspan="2">渗透</td></tr>
<tr><td colspan="2">10%</td><td>10%</td><td>10%～20%</td></tr>
<tr><td>Na^+</td><td>65%～70%主动吸收</td><td colspan="2">净 27%扩散入尿</td><td>被动吸收</td><td>主动吸收</td><td colspan="2">主动吸收，吸收量受醛固酮调节</td><td>多吃多排，少吃少排，不吃几乎不排</td><td>净 27%＝降支入尿－升支吸收</td></tr>
<tr><td>K^+</td><td>67%，主动吸收（机理不明）</td><td colspan="2">20%被动吸收</td><td colspan="2"></td><td colspan="2">出、入尿受醛固酮调节，但至少有 1%入尿被排出（扩散）</td><td>多吃多排，少吃少排，不吃至少排 1%</td><td>尿中的 K^+ 几乎来自于远曲小管和集合管的分泌</td></tr>
<tr><td>Cl^-</td><td>大部分，被动吸收</td><td colspan="2">扩散入尿</td><td colspan="4">吸收</td><td>1%左右</td><td>因 Na^+ 的透过产生的电驱动扩散</td></tr>
<tr><td>HCO_3^-</td><td>被动吸收</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>15%～20%</td><td></td></tr>
<tr><td>葡萄糖、氨基酸等</td><td>全部主动吸收</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>0</td><td>与 Na^+ 共运输</td></tr>
<tr><td>蛋白质和多肽</td><td>全部胞吞、消化成氨基酸并转运到组织液</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>0</td><td></td></tr>
<tr><td>尿素</td><td>吸收</td><td></td><td></td><td>入尿</td><td></td><td>吸收</td><td>吸收</td><td>60%～70%</td><td>扩散</td></tr>
<tr><td>H^+、氨、肌酐和马尿酸等</td><td>分泌</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>分泌</td><td></td><td>超过 100%</td><td>氨的 60%来自谷氨酰胺</td></tr>
</table>

注：表中的百分率是指某物质占肾小球滤过液（原尿）中该物质量的比例。肾小管和集合管的重吸收机制见图 12-33。

（3）分泌主要发生在远曲小管上　见表 12-12。血液中的 K^+、NH_4^+、H^+ 及 HCO_3^- 等离子都可分泌到滤出液中，同时也主动吸收少部分 Na^+。通过调节分泌 H^+ 和 HCO_3^- 的相对量，有助于维持血液中 pH 值稳定的作用。Na^+ 的吸收和 K^+ 的分泌排放是由 Na^+-K^+ 泵来完成的，而这一过程受到醛固酮的促进。

（4）滤出液的浓缩主要由集合管完成　见表 12-12 和 13，解释这个过程的发生，目前比较公认的学说是逆流系统学说，这个学说包括髓袢形成的逆流倍增机制和直小血管形成的逆流交换机制。前者的作用是把围绕髓袢和集合管的组织液造成一个以 Na^+ 为主的浓度梯度，以使从集合管中流出的滤出液中的水渗出而得到浓缩。后者的作用是带走集合管和远曲小管吸收的水分，以维持髓袢形成的浓度梯度。

①髓袢形成的逆流倍增机制　髓袢升支管壁不透水，但升支细段和粗段能分别以被动和主动的方式将滤出液中的 Na^+ 转运到管外的组织液中，同时也因为电位差的原因促使 Cl^- 被动转运到组织液中。因此，滤出液从降支进入升支时，水量没有什么变化，而 Na^+ 和 Cl^- 则被大量泵出，管外组织液的 Na^+ 和 Cl^- 浓度增高。这些 Na^+ 和 Cl^- 的一小部分又从组织液中顺浓度梯度扩散到髓袢的降支（降支没有主动转运 Na^+ 的能力）中，使降支中滤出液的浓度随滤出液流动而逐渐升高，并到降支与升支相连处浓度达到最高。滤出液继续沿升支上流时，由于 Na^+ 和 Cl^- 在升支陆续被泵出，滤出液的 Na^+ 和 Cl^- 浓度又逐渐降低。所以，由于 Na^+ 和 Cl^- 在髓袢与组织液之间的环流，而使髓袢内、外的液体都形成了 Na^+ 和 Cl^- 的浓度梯度。如图 12-34和 35 所示，髓袢靠近肾的髓质部分，即降支和升支相接的部分，其滤出液中 Na^+ 和 Cl^- 浓度最高，再向上靠近皮质部分，Na^+ 和 Cl^- 浓度降低。髓袢升支的滤出液在流入远曲小管时，渗透压已经下降到低于

血液的了。与远曲小管相连的集合管是浸浴于高渗的组织液之中的，并且集合管越接近肾盂，管外组织液的渗透压越高。结果滤出液中的水分可从集合管中大量渗出，滤出液最终可浓缩到和周围组织液等渗，此时滤出液称为尿(即终尿)。不同生态环境中的动物，其集合管对尿的浓缩能力会有不同，并受抗利尿激素的分泌水平所影响。还有认为，集合管的内髓段中的滤出液尿素浓度较高，能扩散到组织液中，以增加管外组织液的渗透压梯度。有实验证明，大白鼠摄入蛋白质不足，尿液浓缩能力明显下降；给予适当的尿素可使之恢复浓缩尿的能力。可见，髓袢倍增机制的主要动力是髓袢升支粗段 Na^+ 的主动泵出，尿素在集合管和髓袢升支之间的循环也有重要作用。髓袢的升支和降支越长(即肾的髓质越多)，髓袢周围组织液的渗透压梯度越大，集合管的浓缩能力就越强，终尿越浓。如沙漠中跳鼠尿的渗透浓度可达到血浆的 25 倍。人体每天产生 125L 原尿，经过浓缩后中，大约只产生 1.5L 终尿。此外，醛固酮还能促进集合管对 Na^+ 的吸收和对 K^+ 的分泌，从而也有利于水的重吸收。

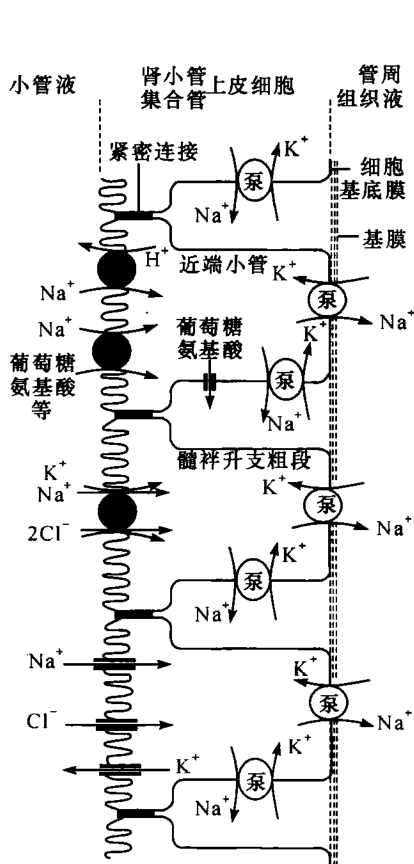


图 12-33　肾小管和集合管的重吸收机制模型

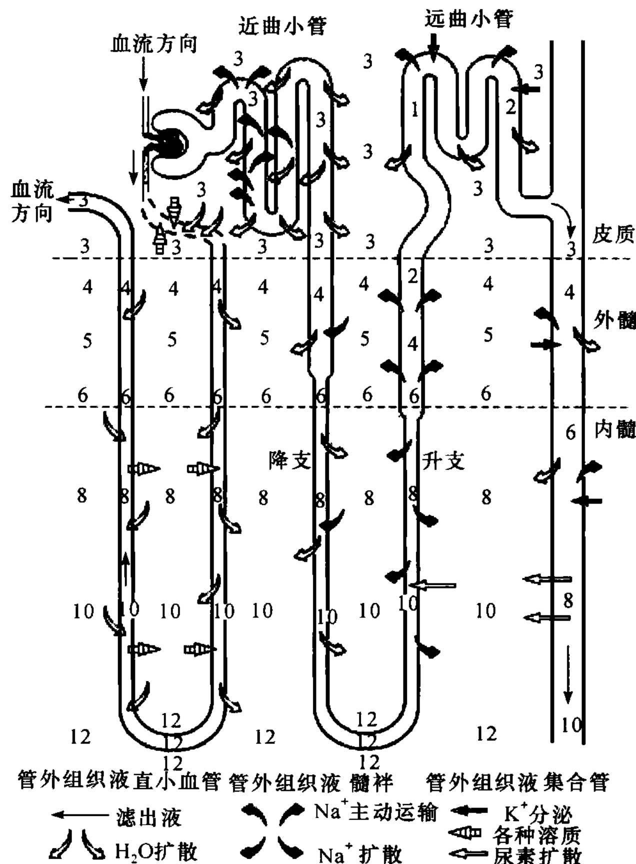


图 12-34　哺乳动物肾脏尿液浓缩示意图
(图中的数字表示渗透压的相对数值)

人终尿的成分主要有 96% 的水；2.5% 的含氮废物，主要是尿素，少数是尿酸；1.5% 的盐类，主要是 NaCl，也有少量钾、氨以及磷酸根、硫酸根等。

表 12-13　兔肾小管不同部分和集合管的通透性

肾小管和集合管部分	水	Na^-	尿素
近曲小管	易通透	主动吸收	不易通透
髓袢降支粗段	易通透	不易通透	不易通透
髓袢降支细段	易通透	不易通透*	不易通透*

续　表

肾小管和集合管部分	水	Na^+	尿素
髓袢升支细段	不易通透	易通透	中等通透
髓袢升支粗段	不易通透	Na^+ 主动吸收，Cl^- 继发性主动重吸收	不易通透
远曲小管	有 ADH 时水易通透	醛固酮直接促进 Na^+ 主动吸收，间接促进 K^+ 被动分泌	不易通透*
集合管	有 ADH 时水易通透	醛固酮直接促进 Na^+ 主动吸收，间接促进 K^+ 被动分泌	皮质和外髓部不易通透，内髓部易通透

注：ADH 为抗利尿激素；* 不同动物的通透性不同。

②直小血管形成的逆流交换机制　直小血管和肾小管髓袢都呈"U"型分布，并相邻近。如图 12-34 所示，"U"型的直小血管形成了逆流交换装置，原尿渗入组织液中的水为直小血管所吸收，弥补了血液在肾小球中所失去的水，同时也就维持了髓袢周围组织液的高渗；当然同时也带走近曲小管的重吸收物质。

5. 肾小管和集合管活动的激素调节

(1)醛固酮的作用　血液中 K^+ 浓度增高，一方面增加肾小管上皮细胞游离面 K^+ 的透性和基底面及侧膜上的"钠泵"的活性，另一方面能促进醛固酮的分泌，共同促进远曲小管与集合管的保 Na^+ 和排 K^+ 作用。Na^+ 浓度下降到一定值时也有促进醛固酮分泌增加的作用，但这一效果明显没有 K^+ 的调节效果强。

(2)抗利尿激素的作用　抗利尿激素能促进集合管管壁上皮细胞质中的水通道蛋白可逆性地移至并整合到细胞膜上，同时还能提高通道蛋白的开启程度，以及增强髓袢升支对 Na^+ 和 Cl^- 的主动重吸收，从而有利于水的重吸收，其机制见图 12-36。

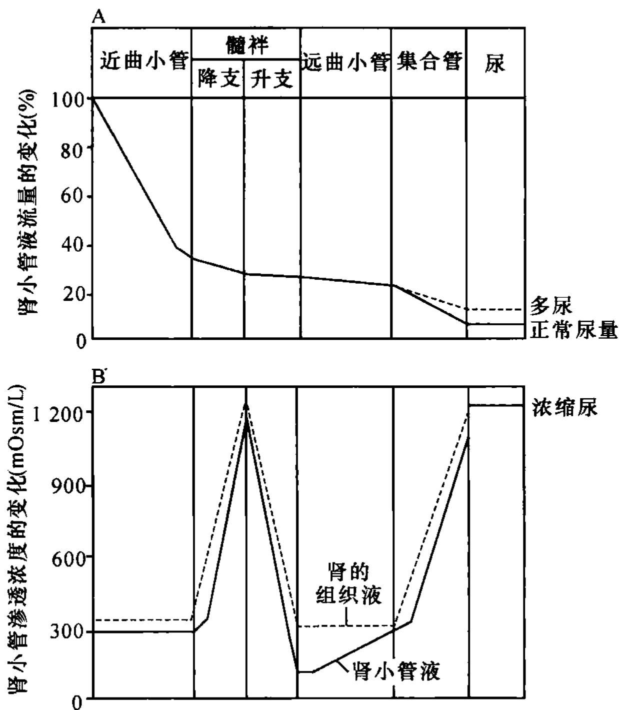


图 12-35　肾小球滤液通过肾小管各段和集合管时液体流量(A)和渗透浓度(B)的变化

综上所述，原尿经过肾小管各段和集合小管的过程中，其中营养物质、绝大部分的水和无机盐等又被重吸收入血，同时又收纳肾小管上皮细胞排出的代谢产物，最后形成终尿排入肾小盏。成人每天排出的终尿约 1～2L，仅占原尿的 1%左右。因此，肾在泌尿过程中不仅排出了机体的代谢产物，而且对维持机体水盐平衡和内环境的稳定起着重要的作用。

(三)含氮废物的排泄形式与动物生活环境的关系

动物含氮废物的排泄主要有 NH_3、尿素和尿酸三种形式，有些动物的排泄物还有氧化三甲基胺、鸟嘌呤等一些含氮化合物。这表明，为了适应不同的环境，动物在进化过程中演化出了不同的排泄方式。

1. 水生动物的含氮废物主要以 NH_3 的形式排泄　水生动物水源充足，同时 NH_3 易溶于水，被水稀释，毒性减弱；因此，水生生物代谢产生的 NH_3 可直接通过细胞膜透过体表而溶于外界水中。

2. 陆生动物的含氮废物主要以尿素或尿酸的形式排泄

①以尿素形式排出　哺乳动物代谢产生的氨主要以尿素形式排出。氨在肝脏转化为毒性较小的尿素，尿素易溶于水，可在动物体内停留较长时间积累到较高浓度时才被排出，而不致造成中毒。这样的排泄形式能减少体内水分的损失。

②以尿酸形式排出　陆生的节肢动物、爬行类、鸟类以及卵生动物胚胎等的含氮废物主要均以尿酸形

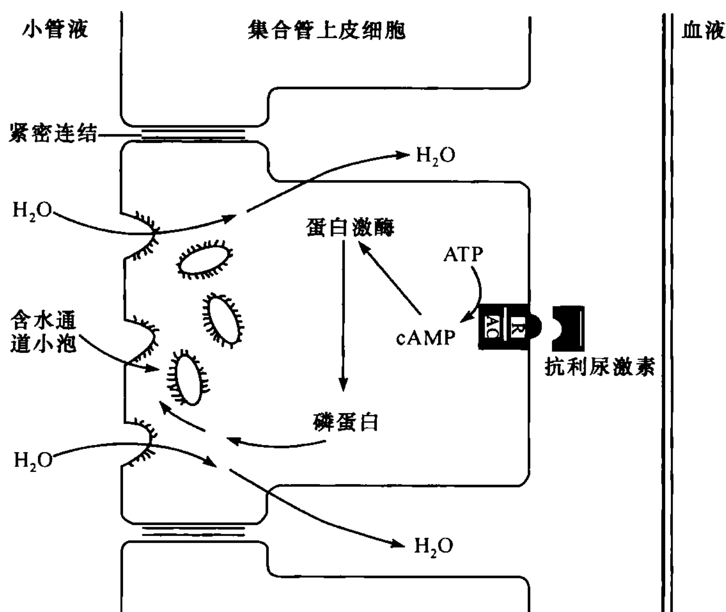


图 12-36 抗利尿激素对集合管上皮细胞管腔膜水通透性的调节机制

R:抗利尿激素受体 AC:腺苷酸环化酶

式排出。尿酸不溶于水,排尿酸不需要以排水为代价,这样能更有效地保持体内水分。

对于动物个体一生的不同时期,含氮废物的排泄形式可能会有所不同(表 12-14):生活在水中的蝌蚪的含氮废物主要是 NH_3,而生活在潮湿环境的成蛙的含氮废物主要是尿素。

表 12-14 动物的含氮废物(总量的%)

环境	生物	氨	尿素	尿酸
水生	涡虫	100		
	变形虫	98		
	水生昆虫	90		
	淡水鱼	74		
	乌贼	67	2	
	海葵	52.7	4	
	海星	39.3		
从水生到陆生	蝌蚪	78	20	
	蛙	8	80	
陆生	蛇	9		89
	蜗牛	4	84	2
	鸟	3	10	87
	陆生昆虫	0	痕量	92

(四)不同生活环境中动物的渗透调节方式

渗透调节就是体液渗透压的调节,动物的这一过程实质上是通过水盐平衡的调节来实现的。动物体内的液体,不仅应该有稳定的渗透压,而且水和无机盐的数量也同样需要稳定。为此,水盐平衡过程应该包括动物体对水量的摄取和排出的平衡以及对无机盐的摄取和排出的平衡。除了上述相应动物分别通过伸缩泡、原肾管、后肾管和肾脏作为调节水盐平衡的主要方式以外,还有以下的几种方式。

1.陆生动物 靠饮水和防止体表散失水分,以及上述不同类型的代谢产物的排出来调节体液的水盐平衡。动物防止水分散失的外部结构有角质层、无脊椎动物的外骨骼,以及鳞、羽、毛等;同时也可以通过排浓尿的方式来减少体内水分的丢失。

2. 水生动物

① 海洋无脊椎动物的体液大多和海水等渗，因而没有专门特殊的相关结构。

② 淡水无脊椎动物可通过伸缩泡或原肾管排出体内过多的水。

③ 生活在海水与淡水交汇处的海洋动物，体液是高渗的。虽然会有水分不断地渗入体内，但它们的排泄器官能将渗入的过多的水以尿液（与血浆等渗）形式排出体外，这样丢失的一部分盐分，可以通过鳃主动吸收半咸水中的盐分来得到弥补。

④ 鱼类的鳃是交换气体的器官，同时也是转运无机离子、氨、尿素、维持酸碱平衡和渗透平衡的器官。海洋鱼类的体液渗透压比海水低，而淡水鱼类的体液渗透压比淡水要高。

硬骨鱼维持渗透压的稳定主要依靠鳃的上皮组织主动转运盐类。海洋硬骨鱼类由于全身覆盖的鳞片能减少体内水分的渗出，但鳃能渗出一些水；肾脏的肾单位很少（有的种类没有肾单位），很少排尿（与体液等渗的）或不排尿（含氮废物大多以 NH_3 的形式从鳃排出）；同时不断吞咽海水以补充体内水分，而体内过多的盐分由鳃壁上的泌氯腺和肾脏排出体外以达到渗透平衡。淡水硬骨鱼类，经鳃渗入体内的水可以通过肾脏排出大量的稀尿来达到渗透平衡；同时还可以通过鳃从淡水中主动吸收 Na^+ 和 Cl^-。特别有意思的是，有些在海水和淡水中洄游的鱼类，经过鳃的上皮组织转运盐类的方向在洄游过程中要发生变化：在淡水中将盐转进体内，而在海水中则将盐排出体外。总之，海洋硬骨鱼类的鳃会渗出体内的水，以喝海水来补充水分，同时通过鳃泌出体内过多的氨和无机盐以达到体内渗透压的稳定；淡水硬骨鱼类的鳃能渗入水和吸收 Na^+ 和 Cl^-。

海洋软骨鱼的血液含有较高浓度的尿素，以维持稍高于海水的渗透压。通过吞咽海水以补充体内水分，又经直肠腺排出体内过多盐分。

⑤ 海生或沿海生活的爬行类、鸟类也有肾外排盐的特殊结构——盐腺。如信天翁、企鹅等以海洋动物或海藻为食，靠眼窝附近的盐腺主动泌出多余的盐分。盐腺的分泌活动受神经系统调控。

⑥ 海豹和一些鲸类很少饮水，以海鱼（低渗的）为食而获得水源，它们可以通过肾脏排浓尿的方式来维持体内渗透压。

综上所述，水生动物体液渗透压大小的关系如图 12-37 所示。

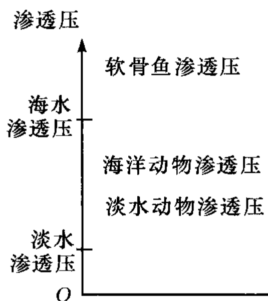


图 12-37　三类动物体液渗透压的大小关系

五、能量代谢和体温

（一）能量代谢

1. 能量代谢概述　新陈代谢包括物质代谢和能量代谢两方面。物质代谢和能量代谢是生物体生存的必要条件。物质的变化必定有能量的转移，能量的转移必定有物质的变化；物质是能量代谢的载体，能量为物质代谢提供动力。新陈代谢过程中只有物质和能量的变化和转移，没有物质和能量的损失。生理学上的能量代谢侧重于在物质代谢过程中的能量释放、转移和利用。

机体所需的能量来源于食物中的糖、脂肪和蛋白质。中国人饮食中，糖的比例最大，所以一般情况下，机体所需的能量中约有 70% 来自于食物中的糖，其次是脂肪，很少是蛋白质。

2. 代谢率及其影响因素　单位时间内人或动物的全部能量消耗叫做代谢率。影响代谢率的因素很多，如年龄、性别、身高、体重、体表面积、生长、妊娠、月经、哺乳、疾病、体温、环境温度、食物、长期禁食、肌肉活动、情绪状态、激素水平、睡眠等因素都会影响代谢率。

在所有影响代谢率的因素中以肌肉活动、精神活动、食物的特殊动力作用以及环境温度影响明显，尤其是肌肉运动最为显著。轻微的肌肉活动就可以明显增加代谢率。睡眠、情绪激动等方面影响代谢率，在一定程度上都与肌肉活动有关。实验测得，体重越大，单位体重的代谢率越小。血液中肾上腺素和甲状腺激素有显著促进代谢率的升高，尤其是甲状腺激素的作用。

此外，体温的影响也是很显著的：在生命活动的范围内，体温每增加 10℃，代谢率一般成 2 倍或 3 倍提高。

3. 基础代谢率　在临床上和生理学实验中，规定受试者至少有 12 小时未进食（即空腹），在室温 20℃，静卧休息半小时，保持清醒状态，不进行脑力和体力活动等条件下测定的代谢率称为基础代谢率（BMR）。可见，基础代谢率意味着在单位时间内维持清醒状态的生命活动所需的最低的能量消耗。这些能量绝大部分

分用于维持心脏、肝、肾、脑等内脏器官的最基本生命活动。基础代谢率的大小与身高、体重、性别、年龄等方面有关(表 12-15 和图 12-38,39),而对于同一个人是相当稳定的。一个中等身材的成年男子,一昼夜的基础代谢约为 5858 千焦。平常人的代谢率都大大超过其基础代谢率。

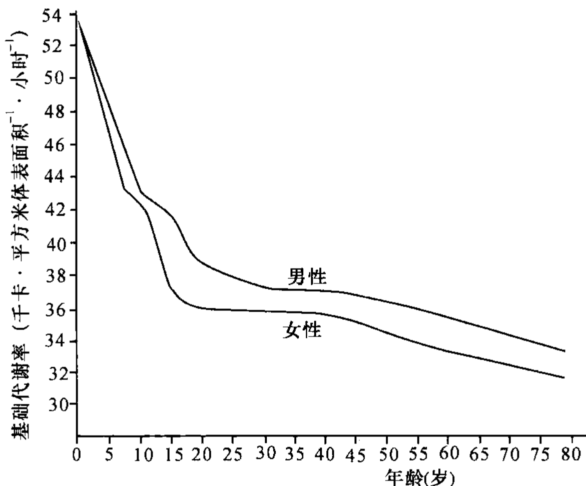


图 12-38　不同性别、不同年龄人的正常基础代谢率

表 12-15　中国人正常基础代谢率平均值(千焦/平方米体表面积·小时)

年龄	11～15	16～17	18～19	20～30	31～40	41～50	51 以上
男性	195.2	193.4	166.2	157.8	158.7	154.1	149.1
女性	172.2	181.4	154.1	146.5	146.4	142.4	138.6

1880 年 Rubnerv 发现,如果以体表面积为单位计算基础代谢率,则许多不同种的动物的代谢率比较一致(表 12-16),不同身高和体重的动物个体的代谢率也比较一致。

表 12-16　不同动物的基础代谢率

	体重(kg)	基础代谢率(每千克体重)	基础代谢率(每平方米体表面积)
猪	128.0	19.1 千卡/24 小时	1078 千卡/24 小时
人	64.3	32.1 千卡/24 小时	1042 千卡/24 小时
狗	15.2	51.5 千卡/24 小时	1039 千卡/24 小时
鼠	0.018	654.0 千卡/24 小时	1188 千卡/24 小时

(二)体　温

体温就是动物体内的温度,一定的体温是正常新陈代谢活动的必要条件。

1. 温度极限　根据动物所能耐受的温度范围的大小,有狭温动物和广温动物之分。耐受的温度范围的大小还与动物的生育期不同和耐受时间长短有关。

(1)高温耐受性　到目前为止,没有发现一种动物能在高于 50℃的温度中完成其生命周期。但在休眠时,其高温耐受性会大大增加。热死的原因,可能由于相互依赖的各种代谢反应之间的变化速率不平衡;极限高温,导致蛋白质和酶的变性。

(2)低温耐受性　低温引起死亡的一个重要原因是细胞内、外结冰,引起细胞变形甚至结构破坏;另外,低温会使酶的活性降低甚至丧失,导致代谢减慢甚至停止。有些动物在寒冷时,细胞中可以产生抗冰晶的物质,如某些昆虫产生甘油、许多硬骨鱼产生抗冻蛋白,从而使冰点降低;这样的动物的低温耐受性较强。动物的低温耐受性与种类、季节、年龄、地理分布等不同有关。高纬度地区的动物低温耐受性较强。

2. 温度与体温　一切动物都被限制在相当狭窄的温度范围内。体内温度约在－2℃～＋50℃,此温度可维持活跃的代谢,大多数动物(包括一切水生无脊椎动物)的体温都与环境温度相同,鸟类与哺乳类保持

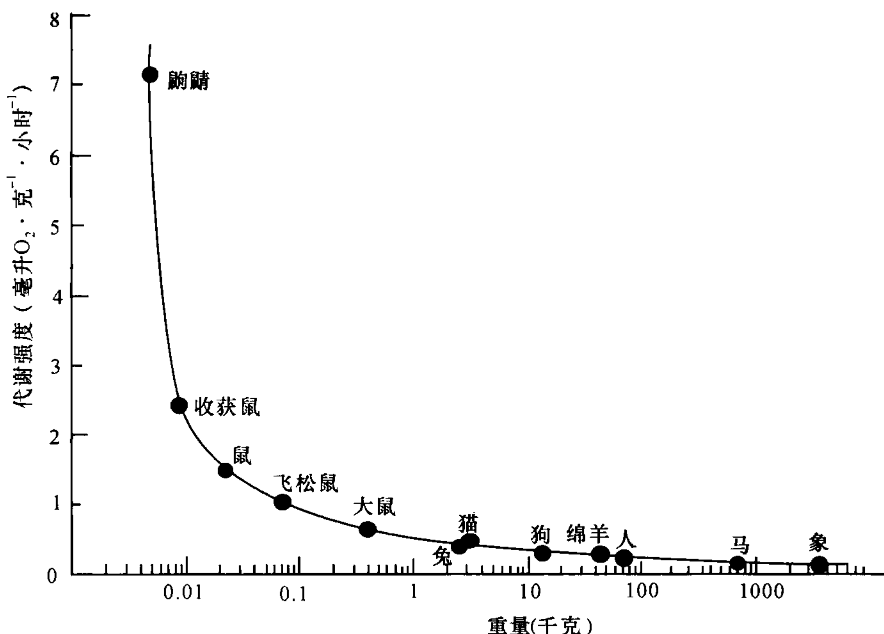


图 12-39 各种哺乳动物单位体重耗氧量与体重的关系

体温近于恒定，另有许多动物自己的体温（或躯体的一部分）与环境温度之间保持相当的差距。

(1)冷血动物又称变温动物　在一个小的温度范围内体温随环境温度的改变而改变，所以又可叫外热动物。这类动物没有毛、羽毛等保温结构，代谢产生的热量很容易散失。当气温过高时它就换个阴凉的地方，当气温过低时就到日光下取暖或钻入洞穴内进入冬眠状态，这种通过动物的行为来调节体温的方式叫做行为性体温调节。

(2)温血动物又称恒温动物　温血动物能在更大的气温变化范围内保持比较恒定的体温(35～42℃)。许多哺乳动物的体内温度是37℃左右，体表温度是32℃左右。恒温动物主要是通过调节体内生理过程（即代谢产热）来维持比较稳定的体温，所以这种类型的动物又可叫内热动物，这种调节方式叫做生理性体温调节，又称自主性体温调节。鸟类和哺乳类的绝大部分种类都是恒温动物，这类动物由于体温恒定，体内的代谢活动才能有条不紊地进行；同时又由于有了自主的体温调节，动物就能摆脱环境的限制，从而提高了适应环境的能力。

(3)异温动物　它们的体温和体温调节机制介于变温动物和恒温动物之间。有少数几种的低等鸟类和哺乳类（如鸭嘴兽）就是属于此类动物。

3. 产热、散热与体温　产热和散热的调节，既有机体的自主性调节，也有行为性调节。前者通过植物性神经和体液的共同调节，如通过骨骼肌寒战、提高甲状腺素和肾上腺素的分泌来增加产热，通过出汗增加散热；后者通过机体有意识的活动来调节，如通过剧烈运动增加产热，通过躲阴增加散热。

(1)产热及其调节　所有生物的活细胞都有一定热量的产生。恒温动物在安静时主要由内脏、肌肉、脑等组织的代谢过程提供热量，其中肝、心、肠、肾约占56%（其中肝的耗氧量和产热量居内脏之首），肌肉约占18%，脑约占16%。剧烈运动时主要由骨骼肌供热，约占90%。

恒温动物增加产热量以调节体温有几条途径，其中最主要的途径是通过神经调节增加肌肉活动，骨骼肌收缩时产生大量的热。剧烈运动时，主要由骨骼肌大量氧化能源物质而产生大量的热量。在寒冷环境中，皮肤冷觉感受器接受寒冷的刺激产生神经冲动，并通过相应的反射活动，使动物机体的肌肉出现战栗，可以增加4～5倍的产热量；同时兴奋交感神经使肾上腺素和去甲肾上腺素的分泌量增加，促进机体对葡萄糖和脂肪酸的氧化而迅速增加产热量，但持续时间短。如果机体在寒冷环境中度过几周，下丘脑会分泌促甲状腺素释放激素，最终导致甲状腺激素会分泌增加，使代谢率增加20%～30%，这种产热是缓慢增加的，但持续时间长。甲状腺激素是调节产热活动的最重要的体液因素。

(2)散热及其调节　动物体直接的散热途径有热传导、热辐射、对流和蒸发等，这些物理过程与体表温度的高低有直接关系。此外，动物体还能通过生理过程来增加或减少散热，如皮肤血管舒张或收缩以增加或减少血流量，升高或降低体表温度，从而影响热传导和热辐射；人和有汗腺的哺乳动物还能通过调节汗液的分泌蒸发量来调节散热。

①热辐射　这是一种由温度较高的物体表面发射红外线，由温度较低的物体接收的散热方式，是恒温动物一种重要的散热途径。在机体安静状态下可达总散热量的60%。在气温约为25℃的正常舒适的环境中，哺乳动物的皮肤温度约为32℃，有很好的辐射散热的效果。温差越大辐射散热越好。

②热传导　是通过动物体的体表与空气间的接触，靠两物体的分子相互撞击而发生的，这不是恒温动物散热的主要方式，因为空气是热的不良导体。哺乳动物和鸟类的皮肤上有毛发或羽毛，其中含有空气，因而有很好的保温作用。在寒冷的环境中，可以通过立毛肌的反射性收缩，毛发或羽毛竖起，增加隔热层的厚度，以减少散热量。相反，在温暖的环境下，立毛肌舒张，隔热层厚度减小，以增加散热量。

③对流　对流就是通过气体或液体来交换量的过程，如风速越大，对流散热越多。只有在周围介质温度与恒温动物的体表温度相差较大时，热传导和对流散热效果才好；否则不发生热传导和对流散热。

④蒸发　当环境温度接近于恒温动物的体温时，热传导、热辐射、对流都失去散热的作用，只能靠蒸发来散热。蒸发分为不显汗蒸发和发汗两种途径。人体每小时蒸发量大约有37克水，其中1/3由呼吸排出，2/3从皮肤排出，这种蒸发称为不显汗蒸发。不显汗蒸发不是靠汗液，而是靠皮肤组织液中的水分不断通过表皮向外扩散的。发汗是指汗腺分泌汗液的过程，是反射性活动，汗腺受交感神经的支配。

4.体温调节机制　体温调节就是对热量的产生和散失进行调节，以维持身体所需要的温度的过程。体温调节机制主要有以下方面：

(1)体温的神经—体液调节　这是最主要的调节方式，这种调节的主要中枢位于下丘脑。

①温度感受器　体温的神经—体液调节是通过反射弧的神经传导来完成的反射活动。温度感受器分为外周温度感受器和中枢温度感受器，前者是游离的神经末梢，后者是神经元。中枢温度感受器还同时兼有体温调节中枢的作用。

外周温度感受器分为温觉感受器和冷觉感受器，存在于全身的皮肤、某些黏膜和腹腔内脏等处。在人体，一般在皮肤温度约30℃时引起冷觉，约35℃时引起温觉。

中枢温度感受器分为热敏神经元和冷敏神经元，前者感受到温度升高时放电频率增加，后者感受到温度降低时放电频率增加，它们都分布于脊髓、延髓、脑干网状结构和下丘脑等中枢神经中，0.1℃的变化就能直接引起它们动作电位发生的变化。

②体温调节中枢　各种实验表明，哺乳动物从脊髓到大脑皮层可能均有体温调节中枢，基本中枢位于下丘脑，由一部分中枢温度感受器所组成。其他脊椎动物的体温调节中枢也位于下丘脑。下丘脑中的热敏感神经元和冷敏感神经元，既能直接得到自身温度的信息，从而成为温度感受器；同时还能接受来自外周温度感受器的信息；对信息进行整合后发出指令，通过广泛性传出途径引起体温调节反应，如通过自主神经系统调节血管舒缩反应、发汗反应；通过躯体运动神经引起战栗；此外，通过神经—体液机制影响内分泌，进而调节代谢等。

调定点学说：这是一个有关体温调节的学说。该学说认为，体温调节中枢的温度敏感神经元可能在体温调节中起着调定点的作用，调定点所规定的温度值的高低决定着体温水平的高低。当调定点所规定的温度值为37℃，而调定点局部温度又恰好37℃时，热敏感神经元和冷敏感神经元的活动是平衡的。局部温度若低于37℃时，则热敏感神经元放电频率减少，冷敏感神经元放电频率增加，导致散热活动降低而产热活动加强，体温回升至37℃；反之，体温下降至37℃。简而言之，恒温动物有一确定的调定点的数值（如37℃），如果体温偏离这个数值，则通过反馈系统将信息送回体温调节中枢，通过热敏神经元和冷敏感神经元的协调作用，对产热和散热活动加以调整，维持体温的恒定，如图12-40。

由致病微生物所致的发热，就是由于热敏神经元的阈值受到致热原的作用而升高，导致调定点上移的结果。

③激素的作用　寒冷刺激温度感受器，通过反射活动可促进肾上腺髓质甚至下丘脑、垂体和甲状腺的分泌活动，产生较多的肾上腺素、去甲肾上腺素和甲状腺素，导致细胞对葡萄糖和脂肪酸的吸收和细胞呼吸的加强，产热增加。

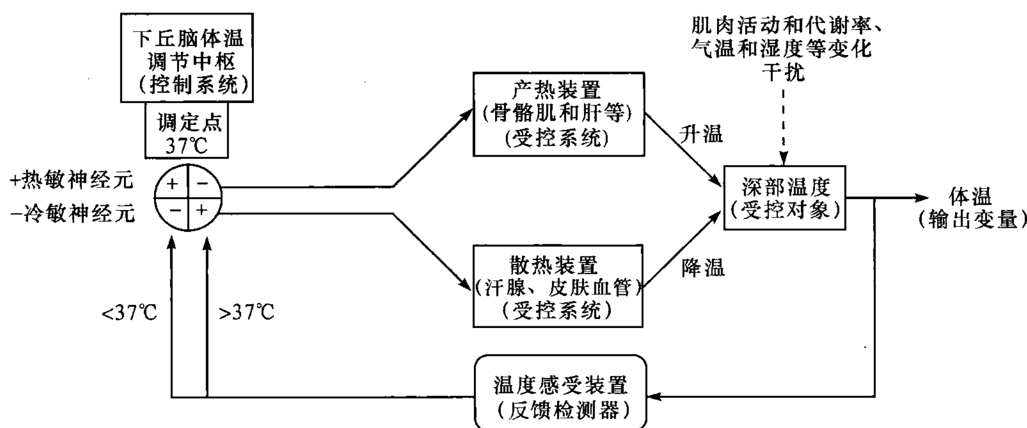


图 12-40　自主性体温调节示意图

(2)体温的形态结构和生理适应　主要有以下三个方面：

①隔离机制　隔离机制是指动物将不利因素阻挡在身体之外的形态或生理机制。如身上的毛或羽毛、皮下脂肪组织等结构对热量有很好的隔离效果。北极熊的皮毛很厚，鲸和海豹有发达的皮下脂肪组织以适应在寒冷的环境中生活。

②缓冲机制　缓冲机制是指动物体将不利因素降低到最低限度的形态或生理机制。体色的深浅与动物体吸热的多少有关：体色暗的动物在寒冷环境中能有效地吸收太阳能以提高体温；体色浅的动物，减少热量的吸收以适应炎热的环境。动物体相对表面积(表面积与体积之比)的大小与体表散热的速率成正比例关系，所以生活在高纬度地区的动物个体较大；而生活在低纬度地区的动物个体较小，并且哺乳动物具有鼻梁高、耳朵大等特点。

③逆流交换　恒温动物的肢端，静脉与动脉紧密相伴分布，使动、静脉管内的血液之间能进行热量的逆流交换；并且静脉分布较浅而动脉分布较深，从而有效地降低体内热量的散失。

(3)体温的行为调节　很多动物的行为能随着气温的变化而改变，使体温得到有效的调节。

①通过晒太阳或躲避烈日来调节体温　如爬行动物要求在一定的温度范围(相差 10℃)内才能活动，尤其是蜥蜴的活动温度范围一般更窄(相差 4℃)，所以在气温较低时会找避风处晒太阳，气温偏高时会到阴凉处或爬上树丛的通风处降温。又如美国西部沙漠中有一种松鼠，在夏天的早晨从穴中出来晒太阳，找食物；中午日烈时就钻入地下穴中使体温下降；下午出来躲到阴凉处，等气温降低时，又去寻食，然后入洞过夜。

②通过运动来提高体温　如蝶、蛾、蜜蜂等昆虫在天气较冷时，飞翔之前，总要连续扇翅几分钟，以增加产热量，提高体温才能更好地飞翔。

对人来说，增减衣着、利用空调、烧火取暖等都属于体温的行为调节。

(4)蛰伏　虽然动物可以通过以上相应的方式来稳定自己合适的体温，可这是有限度的。如果环境的温度过高或过低的话，特别是一些体形小的动物，就必须通过蛰伏来解决。蛰伏包括夏眠、冬眠和迁飞等方式，通过这些方式来躲过过高或过低的气温环境。

①夏眠　蝙蝠、某些蜂鸟等小型动物，它们代谢率高，白日潜伏不动(即夏眠)，使代谢率降低，等到夜间气温下降后才出来活动。蜗牛遇到干旱高温环境也会躲在贝壳里不动。

②冬眠　两栖类、爬行类、昆虫等变温动物，以及小型的恒温动物如食虫类、蝙蝠、啮齿类等动物的越冬方法就是冬眠了。冬眠时代谢速率下降，因而体温也下降，耗能大大减少。

③迁飞　候鸟如家燕为了避免炎热的夏天和寒冷的冬天，通过季节性迁飞来解决。

夏眠、冬眠和迁飞都是随着季节性的周期变化而出现的先天性行为，受“生物钟”控制。

5. 人体正常体温及其变动

(1)人体各部的温度　生理学上所讲的体温通常指机体内深部的平均温度。深部温度是相对稳定而又较为均匀的，温差很小，以肝脏温度最高(约为 38℃)。体表温度不稳定，温差很大。临床或研究工作中，通常以腋窝、口腔和直肠温度来代表体温，其正常值是：腋窝 36.0～37.4℃，口腔 36.7～37.7℃，直肠 36.9～

37.9℃。

(2)体温的生理变动　在正常生理情况下,体温可随昼夜、性别、年龄、肌肉活动、精神活动和环境温度等的不同而变化。一昼夜中,清晨2～6时最低,午后2～6时最高,但波动幅度一般不过1℃。成年女性的体温平均比男性高出约0.3℃。新生儿体温稍高于成年人,老年人体温稍低于成年人,这是代谢率随年龄的增加而降低的缘故。

第三节　动物的生殖和发育

一、生殖的概述

(一)生殖的概念和类型

生殖就是成熟的生物体能够产生与自己相似的子代个体的过程。生殖包括无性生殖和有性生殖。有些低等无脊椎动物既能进行无性生殖,又能进行有性生殖。无性生殖包括二分裂、多分裂、裂殖等分裂生殖和出芽生殖等多种形式。有性生殖包括接合生殖、单性生殖和配子生殖,配子生殖又有同配生殖、异配生殖和卵式生殖之分。多细胞动物在繁殖季节都能产生精子或(和)卵细胞进行卵式生殖。

生物雌、雄个体既有同体的,也有异体的。雌、雄同体的生物,既有同体受精也有异体受精的。如猪带绦虫等少数低等无脊椎动物是雌雄同体且同体受精,而水螅、蚯蚓等则是雌雄同体但异体受精。

(二)生殖器官及其功能

人和高等哺乳动物的生殖器官按解剖位置,可分为外生殖器和内生殖器;按功能可分为主性器官和附性器官。主性器官就是性腺,具体指雄性的睾丸和雌性的卵巢。性腺的主要功能是:睾丸产生精子和合成并分泌雄性激素;卵巢产生卵细胞和合成并分泌雌性激素。

二、雄性哺乳动物的生殖机能

(一)睾丸的生精作用

1.精子发生的温度条件　在婴儿出生后,原来位于腹腔内的睾丸从鼠蹊管坠出,悬于体外阴囊中。阴囊的温度较腹腔低2～3℃,这适合精子的生成。阴囊内温度的维持可以通过两个途径来调节:①阴囊中的蔓状血管丛,有利于进出阴囊的动、静脉血发生逆流热量交换;②提睾肌对阴囊中温度的变化可作出迅速反应,使睾丸接近或远离身体。如果温度偏高或偏低,使精子的发育出现障碍而导致不育。

2.精子的发生　曲细精管上皮由生精细胞和支持细胞构成,曲细精管之间分布有间质细胞。

(1)精子的发生过程　生精细胞就是由精原细胞分裂分化为精子过程的各个时期的细胞。每根曲精管由基膜和周围的平滑肌所包绕,形状不规则的支持细胞排列在管腔周围(图12-41)。支持细胞之间形成紧密连接,它将细胞间隙分成基底部和微室腔,因而限制了体液和细胞间质中的大分子进入曲精小管的管腔中,构成了血—生精小管屏障,又称血—睾屏障。位于基底部的精原细胞既能进行有丝分裂产生更多的精原细胞,也可以发育成为精母细胞,并通过出芽穿过支持细胞的紧密连接进入微室腔内,继续分裂和分化最终形成精子,精子形成后与支持细胞脱离进入曲精小管的管腔中。人类的精原细胞发育成精子大约需要74天。

从精原细胞到精细胞虽然经过了多次分裂,但细胞质并不完全断开,一个精原细胞产生的每一代细胞彼此都是以细胞质桥相连接的,所以各细胞可以互通信息,使分裂分化的进度一致(图12-42)。

(2)精子的形态结构　精子形似蝌蚪,长约60μm,可分为头、尾两部分(图12-43)。头的正面观呈扁圆形,侧面观呈梨形。头主要有一个染色质高度浓缩的细胞核,核的前2/3有顶体覆盖,细胞质极少。顶体由高尔基体分化而成,内含有多种水解酶,在受精时,精子释放顶体酶,分解卵子外周的放射冠和透明带,以便与卵子结合。尾是精子的运动装置,分布有大量的线粒体。主段和末段的结构与鞭毛一样。

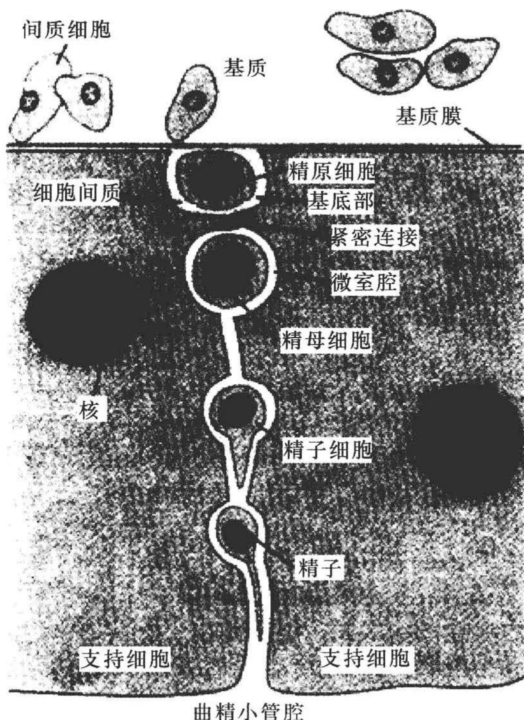


图 12-41　支持细胞及其紧密连接

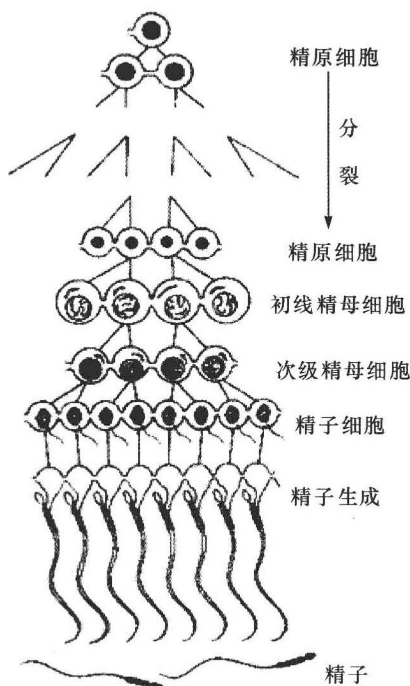


图 12-42　精子发生

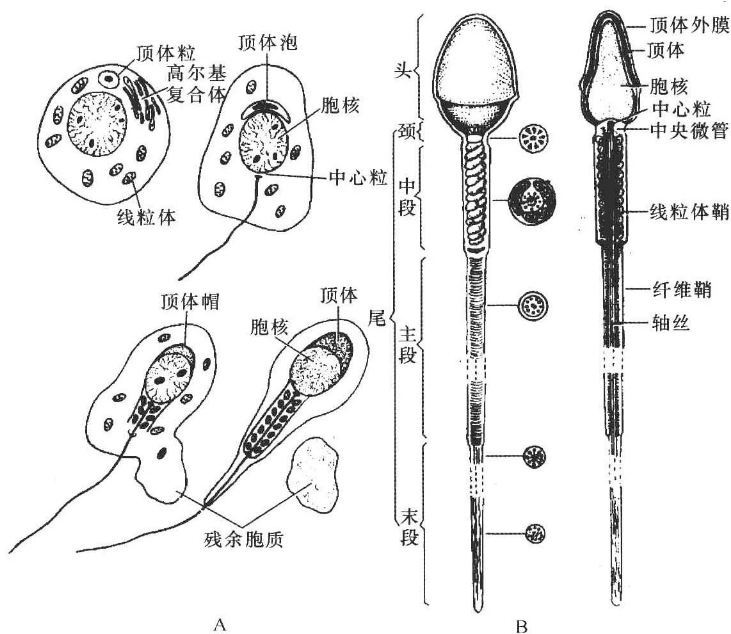


图 12-43　精子

A. 精子的变态系统　B. 精子超微结构模式图

3. 支持细胞的作用　在胎儿期，支持细胞通过不断的有丝分裂进行增殖。在分娩后，支持细胞的分裂能力丧失，它只能在促卵泡激素（FSH）的作用下才能发生增殖。支持细胞的作用主要表现在以下几个方面：

(1)参与生精功能的调节 支持细胞具有参与精子发生的各种激素受体,如 FSH、雄激素、胰岛素及生长激素等的受体,在这些激素或因子共同协调作用下,支持细胞参与生精功能的调节。

(2)支持和营养生精细胞,鉴别并吞噬受损的生精细胞,释放成熟精子。

(3)构成血一睾屏障 防止精子自身抗原与血液中的机体免疫系统接触及避免有害因子进入曲精管,为生精细胞的正常发育和分化形成一个理想的微环境。

4.睾酮对生精过程的影响 生精过程需要 FSH 和睾酮的双重调节。精原细胞的有丝分裂只受细胞自身基因程序的调控,不受 FSH 和睾酮的影响。FSH 能将处于有丝分裂阶段的细胞稳定在一定时期,以防止它们退化。一旦进入减数分裂,生精细胞的分裂和分化必须依赖于 FSH 和睾酮(较高浓度)的双重调节。曲精小管和睾丸网中的精子不具有受精能力,精子必须在附睾中发生形态上和生理机能上的改变才能获得受精能力。附睾提供了精子成熟所必需的内环境,而这种内环境的形成是受睾酮调节的。

(二)睾丸的内分泌作用

1.间质细胞的作用 睾丸间质细胞具有合成并分泌雄性激素的作用。间质细胞中含有大量的线粒体、光面内质网和脂滴(含大量胆固醇),以及少量的高尔基体和分泌颗粒。睾丸间质细胞表面具有黄体生成素(LH)受体,黄体生成素(LH)通过激活间质细胞的 cAMP 系统来促进合成并分泌雄激素(图 12-44)。FSH 有增强黄体生成素(LH)刺激睾酮分泌的作用。

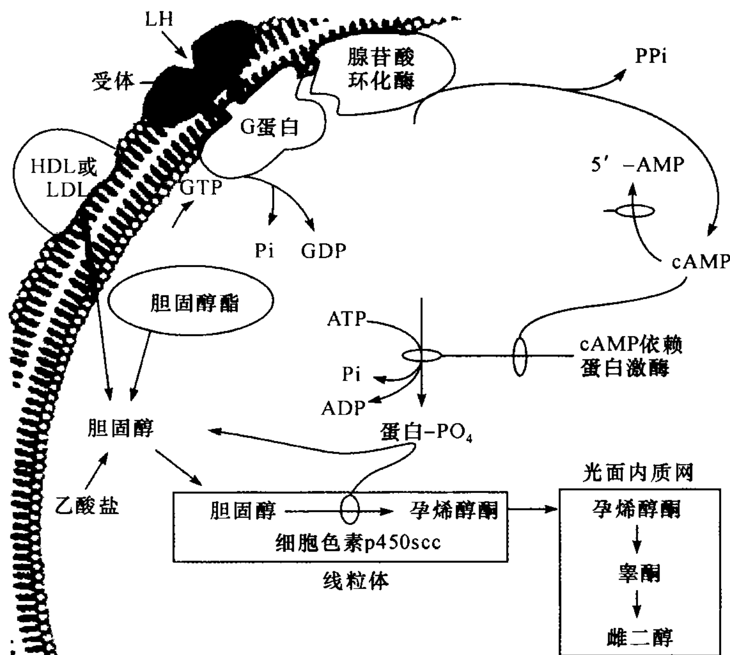


图 12-44 LH 刺激睾酮合成的细胞内机制(HDL 示高密度脂蛋白)

雄激素包括睾酮、双氢睾酮和雄烯二酮,但后两种雄激素的生物学作用较小,因此睾酮是最主要的雄激素。雄激素属于类固醇激素,因此它的合成过程不需要经过高尔基体的包装和分泌小泡储存。

2.睾酮的合成调节 类固醇激素都是胆固醇的代谢产物,它主要由机体的肾上腺皮质、卵巢和睾丸产生。这些器官都具有相同的生化合成途径,但其最终产物的种类和数量,决定于不同组织中相关酶的表达能力。

3.睾酮的生理功能 主要体现在以下四个方面:① 激发并维持男性第二性征的发育;② 双氢睾酮可刺激前列腺、阴茎、阴囊和尿道等的发育,以及精子的生成;③ 促进机体蛋白质的合成代谢,特别是肌肉和生殖器官的蛋白质合成;④ 促进骨骼的生长和钙、磷沉积,以及红细胞的生成。在青春期睾酮与生长激素协同作用,导致生长高峰的出现。但睾酮又能加快骨骺愈合,因此其促进长骨生长的作用,有时因骨板过早融合,反而会使成年后身材矮小。

（三）睾丸功能的调节

睾丸曲细精管的生精过程和间质细胞的内分泌机能均受“下丘脑—腺垂体”的调节（图 12-45）。此外，控制性行为的脑高级中枢也对睾丸功能具有调节作用。来自内、外环境和高级中枢的信息，可通过下丘脑神经元影响下丘脑激素的分泌；下丘脑分泌的促性腺激素释放激素（GnRH）经垂体门脉到达腺垂体，促进腺垂体的促性腺细胞分泌黄体生成素（LH）和促卵泡激素（FSH），LH 和 FSH 的靶细胞分别是睾丸中的间质细胞和支持细胞；睾酮通过抑制素对腺垂体具有负反馈调节作用。睾丸内细胞间通过相关物质的产生能进行相互影响，以实现睾丸内的局部调节。

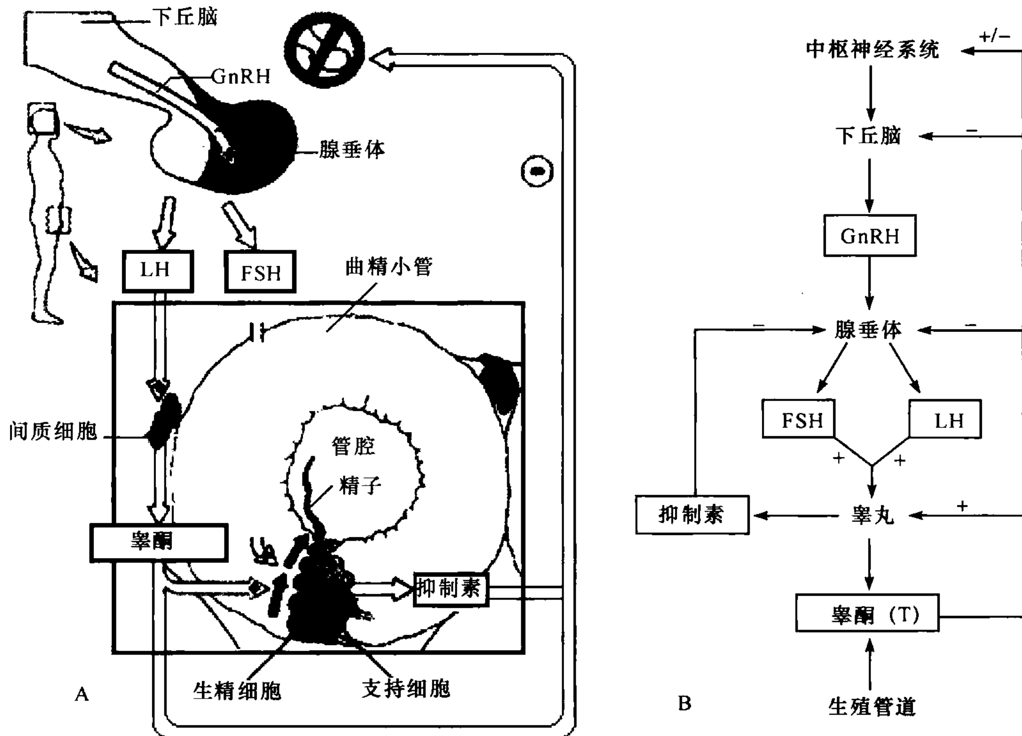


图 12-45　雄性生殖机能的调节

A. 下丘脑—腺垂体—睾丸轴的调节。LH 作用于间质细胞引起睾酮的分泌，FSH 作用于支持细胞产生抑制素，FSH 和睾酮一同作用于生精过程　B. 方框图表示雄性生殖机能的调节途径。方框中为主要激素，“＋”和“－”分别表示兴奋和抑制

（四）雄性附性器官的功能

雄性附性器官包括附睾、输精管、精囊、前列腺、尿道球腺和阴茎等。雄性附性器官的作用主要是运送精子并促进精子成熟。

1. 精子在附睾中进一步成熟，由不能运动到能不协调地振动。

2. 精子从睾丸中不断产生，并运送到附睾尾部和精囊中储存。长期节欲将使储存的精子首先失去受精能力，然后失去活动能力，最后分解，从而影响精液的质量。

3. 精液是精子和附属腺体所分泌液体的混合物。正常成年男性一次射精量为 2～6mL，每毫升精液中含有 0.5 亿～4 亿个精子。如果每毫升精液中的精子只含有 2000 万个则不易受精。

三、雌性哺乳动物的生殖机能

（一）卵巢的生卵作用

发育成熟的卵巢组织结构极为复杂，其中具有发育不同阶段的颗粒、闭锁颗粒（为退化的颗粒）和黄体。

颗粒又称卵泡，由生殖细胞、颗粒细胞（又称卵泡上皮）和基底膜构成，图 12-46。生殖细胞被颗粒细胞包绕，最终发育为卵子；颗粒细胞对生殖细胞具有保护和营养的作用，同时颗粒细胞能分泌雌二醇，为生殖细胞的成熟和子宫内膜的增生提供适宜的激素环境等；基底膜围绕在颗粒细胞外，构成了卵泡的屏障，生殖细胞的营养只能通过基底膜的扩散获得。

表 12-17 表示在个体发育的不同阶段，生殖细胞和卵泡的变化过程。

表 12-17　人的卵细胞和颗粒在不同发育阶段的变化

发育阶段	生理过程	生殖细胞	卵泡阶段
胎儿期	迁移至卵巢表面	原始生殖细胞	原始卵泡
	有丝分裂	卵原细胞	↓
	开始减数分裂并停止于前期 I	初级卵母细胞	初级卵泡
出　生	停止在前期 I	↓	↓
	颗粒和卵母细胞生长		
青春期 月经周期	颗粒分裂增殖 完成减数第一次分裂 释放第一极体 开始减数第二次分裂 停止在中期Ⅱ 排卵	次级卵母细胞 ↓	次级卵泡 ↓ 残存的卵泡颗粒
受　精	完成减数第二次分裂 释放第二极体，精卵核融合	受精卵 ↓	黄　体
着　床	受精卵发生卵裂 胚泡形成	胚胎	

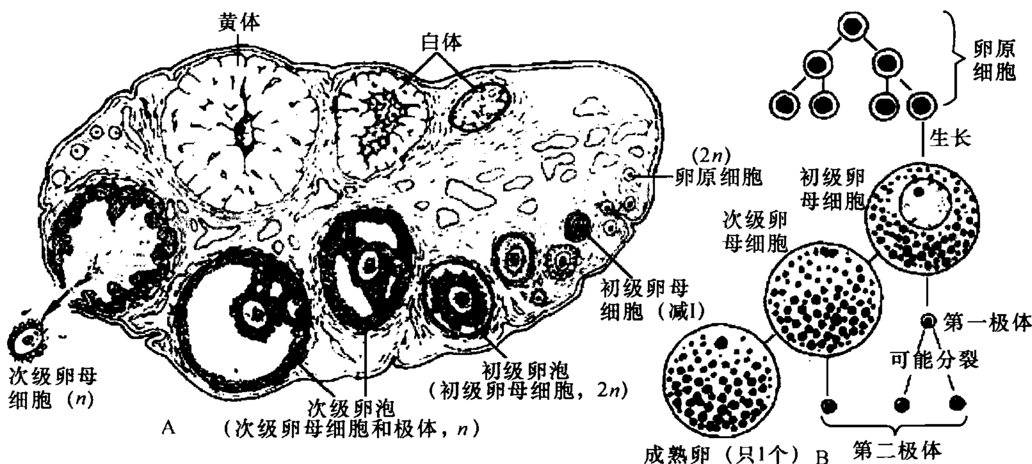


图 12-46　卵巢和卵子发生

A. 卵巢切面　B. 卵子发生

1. 原始卵泡　原始卵泡位于卵巢的表面，在所有卵泡中体积最小、数目最多，处于卵泡发育的最初级阶段。每个原始卵泡中含有一个卵原细胞和一层卵泡细胞（即卵泡上皮）。

2. 初级卵泡　原始卵泡发育的下一阶段是初级卵泡。妊娠三个月时，女性胎儿卵巢中很多初级卵泡中的卵原细胞开始减数第一次分裂，成为初级卵母细胞，这时的卵泡就成了初级卵泡。出生时所有女性生殖细胞都处于初级卵母细胞阶段，减数分裂停滞在第一次前期，并可长期停滞达十多年（月经初潮）至五十多年（绝经）之久，最后成熟的只有其中的极少数，大多数走向了凋亡。

3. 次级卵泡和排卵　女性进入青春期以后，少数初级卵泡（一般每 28 天一个）陆续发育，卵母细胞逐渐增大，卵泡细胞不断增殖，由单层变为多层的颗粒细胞层。随着颗粒细胞的增生，其中的初级卵母细胞完成

减数第一次分裂，释放出第一极体，并停止在减数第二次分裂中期，这时的卵泡称次级卵泡，其中的生殖细胞是次级卵母细胞。次级卵泡突出于卵巢表面，在 LH 的作用下，次级卵泡的颗粒壁破裂，释放出其中的次级卵母细胞到盆腔中，称为排卵。

排出的次级卵母细胞，在 24 小时内没有受精，则很快退化；如果受精，次级卵母细胞将完成第二次分裂，并释放出第二极体。

排卵后残存的卵泡颗粒细胞和内膜细胞发育转变成黄体细胞而形成黄体。黄体能分泌大量孕激素和雌性激素。在排卵后的第 7～8 天，黄体发育达到顶峰，直径可达 1～3cm，约占卵巢体积的 2/3。若排出的卵细胞未受精，黄体在排卵后的第 10 天开始退化，卵泡内被结缔组织替代变成白体。若排出的卵细胞受精，则黄体继续长大，一直到妊娠第 5～6 个月，才开始退化。

女性在出生前，卵巢中有卵原细胞，它是在卵泡中生长发育的。卵巢中的生殖细胞在胎儿 5 个月时数目最高，约 700 万个。卵泡发育过程中伴有闭锁及卵母细胞凋亡。由于卵母细胞不断凋亡，在出生时已减少为 200 万个，青春期约 30 万个。妇女的一生在生育年龄期只有 400～500 个卵泡完全发育成熟并排卵，绝经期妇女的卵巢已不存在卵母细胞。

4. 卵细胞或卵　卵（图 12-47）不能运动，细胞质多，核糖体十分丰富，同时还含有大量的 mRNA（母系的）。这些 mRNA只有在受精之后才能发挥作用，以指导蛋白质的合成。卵中还含有卵黄，它的主要成分是磷脂、中性脂肪和蛋白质。卵是具有极性的细胞，胚盘所在的一极称为动物极，相反的一极富含卵黄，称为植物极。

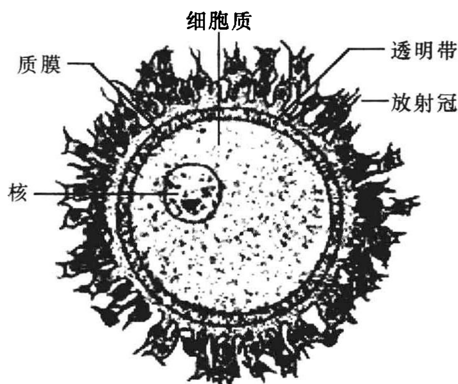


图 12-47　人的卵

（二）卵巢的内分泌作用及其调节

卵巢可分泌多种雌激素和孕激素。雌激素中含量最丰富、生理作用最显著的是雌二醇（E_2）。孕激素中最重要的是孕酮。此外，卵巢还能分泌少量的雌三醇、雌酮、17-羟孕酮、雄激素、松弛素和抑制素等。肾上腺也能分泌一些雌激素的前体物，在外周皮下脂肪层转化成雌激素与雄激素。

卵巢合成雌激素和孕激素的过程与睾丸基本相同，也受腺垂体控制。腺垂体分泌的黄体生成素（LH）和促卵泡刺激素（FSH）既能刺激睾丸的激素分泌，也能刺激卵巢的激素分泌。黄体生成素的作用是刺激孕激素的分泌，促进黄体的生成和排卵。促卵泡激素的作用是刺激卵泡生长和卵子发生，也刺激雌性激素的分泌。雌二醇主要在颗粒细胞中合成，孕酮主要由黄体产生。

女性在不同的发育阶段，雌激素的合成能力和作用是不同的。在胚胎期雌激素水平较低；在整个儿童期，雌激素都维持在较低的水平；到了青春期卵巢分泌雌激素的能力明显提高，于是促进了雌性生殖管道及其附属器官的发育，同时出现女性第二性征；在育龄期间，雌激素的分泌出现周期性波动，因而人类女性出现了月经周期，高等雌性哺乳动物表现为动情周期；随着年龄的增加，血浆雌激素水平逐渐下降；到了老年，卵巢功能几乎完全丧失。

（三）雌激素的生理作用

雌激素的生理作用是促进雌性生殖器官发育和卵子的产生、激发并维持雌性第二性征。此外，对代谢也有明显的影响。具体体现在以下方面：

1. 促进生殖器官的发育　雌激素被认为是“雌性化”激素。雌激素可促进卵巢、输卵管、子宫和阴道的发育，并维持其正常功能。若在青春期前雌激素分泌过少，则生殖器官不能正常发育；如果分泌过多，则会出现性早熟现象。

(1) 对卵巢的作用　雌激素通过下丘脑－腺垂体－卵巢轴调节卵巢的周期性活动。雌激素可通过正反馈造成 LH 分泌高峰，引起排卵和促进黄体的生成；还可通过负反馈调节抑制 FSH 和 LH 的分泌，引起黄体的退化和新周期的开始。

(2) 对子宫的作用　雌激素促进子宫的发育和成熟。引起子宫内膜和子宫平滑肌增生，使子宫内膜细胞增殖，使子宫平滑肌纤维内的肌纤维蛋白和肌动蛋白含量增加，为植入受精卵作准备。同时提高子宫平滑肌的兴奋性和对催产素的敏感性。

2. 激发并维持女性乳腺及其他第二性征的发育

3. 对骨骼生长发育的影响　雌激素刺激成骨细胞的活动，抑制破骨细胞的活动，加速骨骼的生长，同时促进钙盐沉积，促进骨骺的愈合。由于女性青春期发育早于男性，因此出现女孩的生长速度快于男孩，而最终身高又低于男孩。

此外，雌激素还有触发动情行为，降低血浆胆固醇和β-脂蛋白含量，促进肝合成纤维蛋白质等物质的作用。

（四）孕激素的生理作用

孕激素主要作用于子宫内膜和子宫平滑肌，以适应受精卵的着床和维持妊娠。而孕酮受体的含量受雌激素的调节。

1. 对子宫的发育的影响　在雌激素的作用下，孕酮使子宫内膜进一步增厚并进入分泌期，为受精卵的着床做好准备。受精卵着床后，孕酮促进子宫内膜细胞积累糖原颗粒，为胚泡提供丰富的营养。孕酮可使子宫平滑肌发生超极化，兴奋性降低；同时使子宫平滑肌对催产素的敏感性降低，以防止子宫收缩而维持妊娠。此外，孕酮可抑制母体的免疫排斥反应，防止将胚胎排出而造成流产。

2. 促进乳腺发育　在雌激素作用的基础上，孕酮促进乳腺腺泡的发育，并在妊娠后为泌乳做好准备。

孕酮还有维持动情行为的作用。

（五）生殖周期及其调节

生殖周期是哺乳动物普遍具有的生命现象，表现为雌性生殖能力出现周期性变化。绝大多数雌性哺乳动物在接近排卵期时，存在一个明显的对性刺激敏感的时期或出现性欲增强的时期，称为动情期或发情期。人类女性从青春期到绝经期出现周期性排卵，而怀孕和哺乳都能造成一段时间内排卵的中断。

生殖周期在灵长类雌性育龄动物上表现为月经周期。少女进入青春期的标志是月经初潮，表现为阴道出血，其实质是子宫内膜脱落后由阴道排出，称为月经。青春发育阶段，月经周期通常不规则并且不发生排卵，这是因为此时雌二醇对 LH 的正反馈调节途径还没有真正建立。一般将一次月经开始到下一次月经开始之前的间隔时间，定为一个月经周期，平均为 28 天，24～35 天均属正常。

月经周期可分为卵巢周期和子宫内膜周期。卵巢周期包括：颗粒期、排卵期和黄体期。子宫内膜周期包括：月经期、增殖期和分泌期。以月经周期 28 天为例，对于绝大多数女性而言，黄体期（卵巢）或分泌期（子宫），即从排卵到下次月经开始的时间是相对比较稳定的，平均为 14.2 天。这主要是由于卵巢从黄体形成到退化为白体的过程具有较固定的活动期。与此相反，颗粒期（卵巢）或月经期和增殖期（子宫），即从月经开始到排卵的时间是极不稳定的。这是造成月经周期不稳定的因素之一，随着年龄增长月经周期缩短的原因也在于此。

育龄妇女一般只有在怀孕和哺乳期出现月经的停止。月经周期还受生理、心理和社会等因素的影响。

月经周期受下丘脑—腺垂体—卵巢轴调节，其中下丘脑分泌 GnRH，腺垂体分泌 FSH 和 LH，卵巢分泌雌二醇和孕酮。它们在月经周期中分别呈现出紧张性和脉冲性分泌模式，这是形成卵巢周期和子宫内膜周期的前提条件。卵巢周期和子宫内膜周期在月经周期中同步出现。子宫内膜周期的形成直接受卵巢激素的调节，卵巢周期的形成受腺垂体激素的调节，而腺垂体的功能受下丘脑激素的调节。因此，下丘脑—腺垂体—卵巢轴中的各种激素的周期变化最终决定了月经周期中各个时期的形成。下面将分别讨论月经周期中激素的变化、卵巢的变化和子宫内膜的变化及其相互关系（图 12-48）。

1. 月经周期中卵巢的周期性变化

（1）卵泡期　又称颗粒期，为第 1～13 天（以 28 天的月经周期为例，下同）。在黄体晚期和卵泡早期，由于黄体退化为白体，而初级颗粒的合成能力较低，因此血浆雌二醇和孕酮水平明显降低，雌二醇和孕酮对下丘脑—腺垂体的负反馈抑制作用显著减弱，使血浆 FSH 水平开始升高，但 LH 仍维持较低水平。FSH 能刺激初级卵泡成熟，表现为颗粒细胞增生和芳香化酶活性增加。卵泡中期和晚期，雌二醇除了正反馈调节 LH 的分泌外，还抑制 FSH 的释放，FSH 水平的降低将伴随非芳香化雄激素在卵巢中积累，从而导致了非优势卵泡的闭锁。优势卵泡上存在高密度的 FSH 受体，卵泡液中含有大量的 FSH 和雌二醇；同时优势卵泡的颗粒细胞上获得了 LH 受体的表达，这些都是发生排卵的前提条件。

（2）排卵期　排卵期为第 14 天。排卵要求血浆雌二醇水平先达到最高并维持 36～48 小时，再出现 LH 分泌高峰并维持 24～36 小时，这种作用是通过下丘脑—腺垂体轴实现的。雌二醇可直接作用于腺垂体促

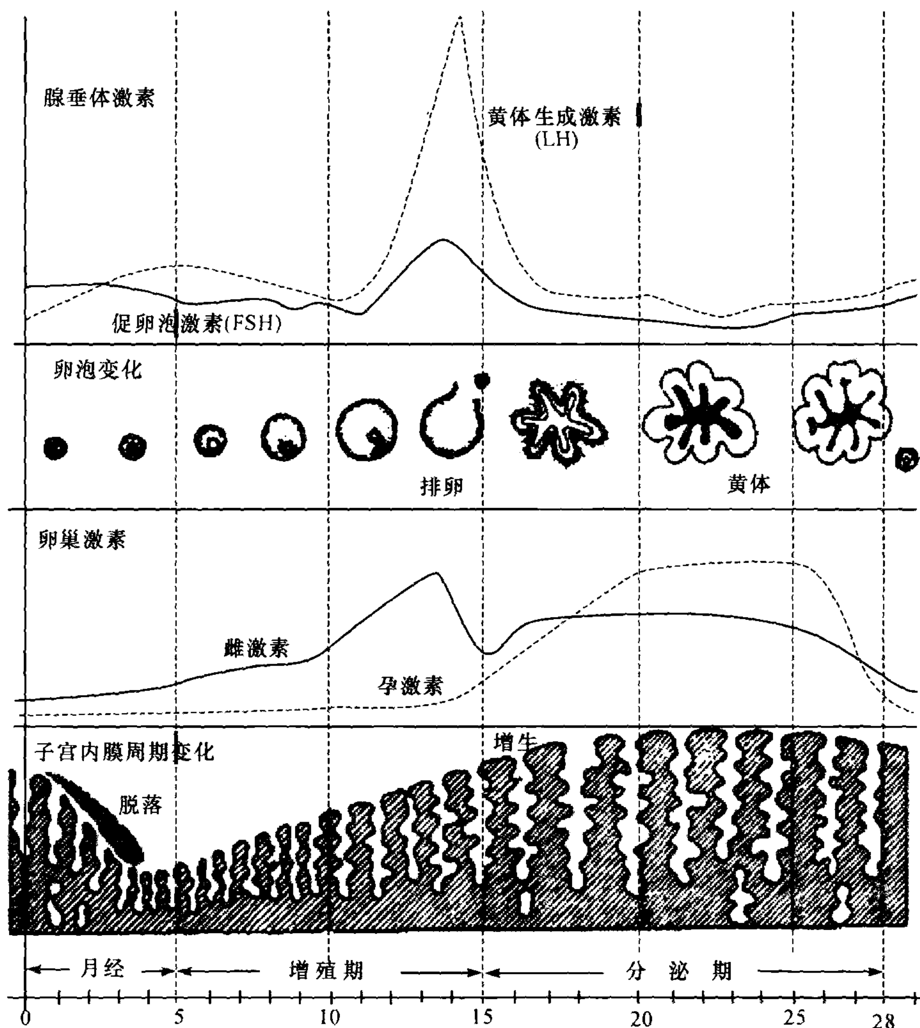


图 12-48　月经周期和激素动态

性腺细胞，使之 GnRH 受体数目增加并提高受体对 GnRH 敏感性，于是 GnRH 的作用被加强。雌激素还能刺激下丘脑 GnRH 的分泌，GnRH 分泌的增加最终导致 LH 和 FSH 分泌高峰的出现(即正反馈)；之后对 LH 和 GuRH 的分泌起负反馈作用。

(3)黄体期　黄体期为第 15～28 天。随着黄体的成熟，黄体中颗粒细胞增加了孕酮的分泌并且恢复了雌二醇的合成。在第 20～23 天，即排卵后的一星期，这两种激素的血浆浓度均达到一个较高的平台。黄体早期随着性激素水平的升高，对 FSH 的分泌产生负反馈调节。

黄体在月经周期第 24～26 天时退化，血浆雌二醇和孕酮浓度明显下降，子宫内膜血管发生痉挛性收缩，随后子宫内膜脱落、流血，出现月经。雌二醇和孕酮分泌的减少，解除了对下丘脑和腺垂体的负反馈抑制作用，使 LH 和 FSH 分泌又开始增加，启动下一个月经周期。如果怀孕，胎盘分泌的人绒毛膜促性腺激素(hCG)，使卵巢的黄体功能继续维持。黄体可持续到妊娠第 5～6 个月。

2. 月经周期中子宫内膜的周期性变化　与卵巢激素水平周期性变化相对应，子宫内膜的组织学特征、子宫颈黏液的组成和阴道黏膜的细胞学特征等都发生了显著的变化。子宫内膜的周期性变化可分为 3 个时期：增殖期、分泌期和月经期。

(1)增殖期　增殖期相当于卵泡期的中、晚期。子宫内膜在雌激素的作用下增生，表现为内膜细胞数目增多、体积变大、内膜细胞层增厚、内膜腺体增加、内膜中出现大量的螺旋小动脉。

(2)分泌期　与黄体期一致。排卵后，子宫内膜在孕酮和雌二醇的协同下继续增生。表现为内膜细胞

产生并储存了大量的糖原颗粒；腺体分泌大量含糖类丰富的黏液；内膜基质增厚，螺旋小动脉卷曲程度加剧。随着孕酮分泌高峰的出现，至排卵后第6～8天，内膜厚度达到最大以待受精卵的植入。

(3)月经期　卵泡早期。随着黄体的萎缩，血浆雌二醇和孕酮水平降低，使子宫内膜细胞中的溶酶体破裂，释放出蛋白水解酶，前列腺素在水解酶的作用下被释放出来。前列腺素引起螺旋小动脉痉挛，造成内膜表面缺血。蛋白水解酶将缺血的内膜组织进行消化，使血管破裂，内膜层脱落，于是血和细胞碎片一并由阴道排出体外，形成月经。月经期一般为4～6天，平均血量为50～70mL。由于内膜细胞能产生纤溶酶，因此正常的经血是不会凝固的。

四、哺乳动物受精、着床、妊娠与哺乳

哺乳动物的精子和卵子的结合标志着妊娠的开始。受精之后，受精卵立即开始卵裂。由于受精卵的能量供应很有限，胚胎必须在相当短的时间内植入子宫；同时，乳房在妊娠期作必要的同步发育是出生后成长的基本需要。

1. 精卵相遇　哺乳动物的精子和卵子在输卵管壶腹部相遇融合形成受精卵的过程，称为受精。

(1)精、卵细胞的运动　卵子由卵巢排出后，从输卵管伞向输卵管壶腹部运动，这一过程不仅依赖于输卵管伞的收缩及其上皮细胞纤毛的协调运动，还依赖于卵子放射冠中颗粒细胞的功能，并且受排卵期血浆雌二醇水平的影响。由于输卵管伞直接开口于腹腔中，若卵子在进入输卵管之前发生受精，则受精卵不能正常进入子宫，可能造成不育或宫外孕。

精液射入阴道穹窿后，靠精子自身的运动、子宫平滑肌的收缩和舒张、输卵管的蠕动和上皮细胞上纤毛的摆动最终到达输卵管壶腹部与卵子相遇而受精。精子通过输卵管的速率主要受雌激素、孕激素及前列腺素的影响。一次射精所排出的数以亿计的精子，最终能准时到达输卵管壶腹部的只有15～50个，大量的精子在阴道、子宫腔和输卵管中被减灭。这是因为阴道内有杀伤精子的酶、阴道中的酸性环境以及子宫内的白细胞的吞噬作用。

(2)精子获能　是指精子获得穿透卵子的放射冠和透明带的能力的一个生理过程，是精子在受精前必须经历的一个重要阶段。其实，精子在附睾内已经获得了受精能力，但由于附睾分泌的一种物质附于精子表面，抑制了他的受精能力，这种物质被称为去能因子。精子进入雌性生殖道以后，经宫颈管进入子宫腔及输卵管腔，精子顶体表面的糖蛋白被生殖道分泌物中的α、β淀粉酶降解，同时顶体膜结构中胆固醇与卵磷脂比率和膜电位发生变化，降低顶体膜稳定性的过程，因而去能因子的作用被解除，精子才具有真正的受精能力，这就是精子获能，意即获得受精的能力。能够解除去能因子的物质称为获能因子。精子在阴道内不能获能，只有当他穿过宫颈时，精子同子宫内膜接触后，子宫内膜产生获能因子；输卵管的分泌物也参与了精子获能。因此可以说，精子的获能过程是一个多时相的过程：先在子宫内，后在输卵管内。随着精子的获能，氧耗量增加，精子运动加速，并迅速游向卵子，最终精卵结合。

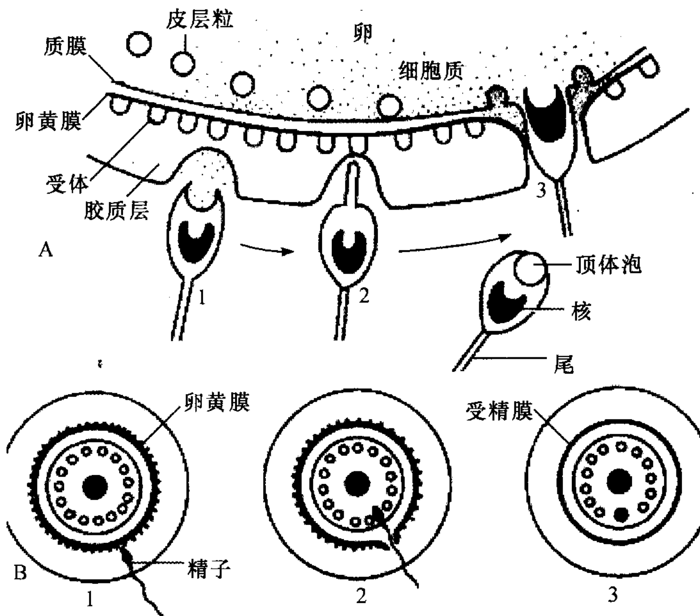


图12-49　海胆受精过程图解

A. 精子入卵：1. 顶体破开，释放水解酶；2. 精子前端与受体结合；3. 卵黄膜膨胀　B. 受精膜形成

2. 精卵融合　精卵融合包括精子和卵子的识别、精子进入卵子的调节和多精受精的预防、卵子完成减数第二次分裂和精卵核的融合(图12-49)。

(1)精子和卵子的识别　卵子透明带上存在特殊的糖蛋白,它是精子特异性识别的受体,并具有种属的特异性。

(2)精子进入卵子的调节和多精受精的预防　精卵的接触,启动了精子的顶体反应。顶体反应是在精子的细胞膜和顶体膜之间发生的多重融合反应。顶体反应的结果,一方面使精子进入卵子;另一方面多精受精立即被抑制。

首先,顶体外膜与精子头部的细胞膜融合,顶体膜破裂释放出顶体酶;顶体酶溶解卵子周围的放射冠和透明带,一旦放射冠产生裂隙,精子便依靠其尾部的摆动,穿过透明带到达卵子表面,并随之整个精子全部进入卵细胞内。

多精受精被抑制包括两个连续的阶段:由于顶体反应的发生,首先卵细胞膜出现快速的暂时的去极化,形成不完全的抑制;随后由于卵细胞周围的颗粒细胞立即释放蛋白水解酶,使卵膜上的精子受体失活,同时使透明带中的蛋白质变性而成为坚硬的受精膜,因而形成了完全而又永久的抑制。所以,先是卵膜上电位变化,而后是卵膜上的受体失活和受精膜的形成,从而充分保证了一个卵只能与一个精子受精。

(3)卵子完成减数第二次分裂和精卵核的融合　哺乳动物精子通过诱导卵细胞 Ca^{2+} 内流,激活了处于减数第二次分裂中期的卵子,使之完成第二次分裂。同时,进入卵细胞中的精子尾部迅速退化,精卵核融合形成受精卵(图 12-50)。

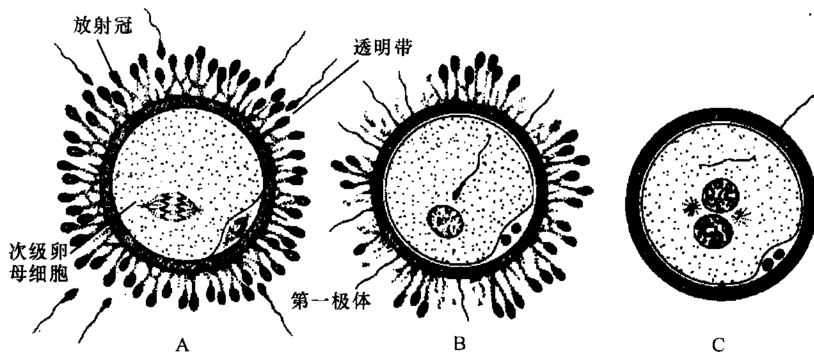


图 12-50　哺乳动物受精和第一次卵裂

A. 卵;B. 一个精子入卵,其余精子受阻;C. 精卵核融合为合子核

各类动物的精子入卵时,卵子的成熟程度是不一样的。如海胆是在卵母细胞两次分裂都已完成,精子进入卵内。

3. 卵裂与着床　人的受精卵形成后,一般在 24～36 小时内开始第一次卵裂。卵裂的特点是指数分裂且细胞不生长,结果形成一个与受精卵一般大小的、约 16 个细胞的实心幼胚(即桑葚胚)。在卵裂过程中,G_1 期和 G_2 期很短或全不存在,因而 M 期和 S 期几乎是连续的。受精卵中含有大量的 DNA 聚合酶和 RNA 聚合酶,可促成染色体的连续复制和 mRNA 的合成,因而大量合成染色体的组蛋白。

哺乳动物的受精卵形成后,一边卵裂一边沿输卵管向子宫方向移动(图 12-51)。桑葚胚可从周围液体环境中吸收营养,同时继续分裂,内部的部分细胞外移,形成内部充满液体的胚泡(又称囊胚)。受精后的 7～8 天,子宫内膜在雌激素和孕酮的作用下处于分泌期,这是胚泡着床的最好时期。此时,胚泡表面的一层细胞(即滋养细胞)上微绒毛与子宫内膜绒毛交织成网,使胚泡植入子宫内膜。

4. 妊娠和胚胎发育　哺乳动物妊娠的识别与维持依赖于腺垂体、卵巢和胎盘所分泌激素的相互作用。

(1)胎盘的形成与作用　胚泡着床成功就意味着胎儿与母体间已经建立了实质性的联系结构,而这种关系的维持就是由妊娠期的临时性器官——胎盘来实现的。到了妊娠 3～4 周时,由胚泡滋养层细胞发育而来的绒毛膜形成,并与母体子宫内壁共同构成了胎盘。胎盘中的绒毛膜和母体子宫壁中都有丰富的血液供应,但胎儿和母亲之间的血液从不相通。胎儿的血液经胎盘中的毛细血管壁与母体子宫壁中的血液进行气体和物质交换。同时,胎盘还是一个重要的内分泌器官,即信息交换单位,它能合成多种活性物质。

(2)妊娠期间的激素调节　胎盘的内分泌功能弥补了妊娠期下丘脑一腺垂体一卵巢轴功能的减弱,对维持正常妊娠起了特别重要的作用。在妊娠早期,胎盘分泌的人绒毛膜促性腺激素(hCG)有效地延长了卵巢的黄体功能;在妊娠晚期,胎盘分泌的孕酮和雌激素替代了卵巢功能,使子宫内膜的结构能长时间维持,

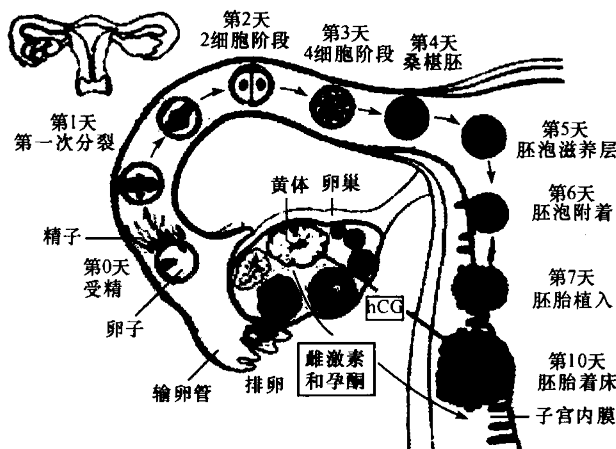


图 12-51　人类胚胎的早期发育、着床以及妊娠的维持

以适应胚胎发育的需要。此外,胎盘还能产生促性腺激素释放激素(GnRH)、人胎盘催乳素(hPL)、促肾上腺皮质激素释放激素(CRH)和胰岛素样生长因子等。

(3)胚胎发育　植入子宫内膜的胚泡继续发育,其内面一端的一团细胞发育成胚胎并进而发育成胎儿。人从受精卵到出生,即妊娠期约为 280 天。妊娠期一般是从最末次月经的第一天开始计算,严格地说应该从受精卵形成的那一刻开始计算。妊娠期一般可分为三个时期,每个时期约为 3 个月。

第一期,器官分化,胚胎初具人形,即成胎儿。胚泡种入子宫内膜后,羊膜就开始发育,将胚胎包起来。约到第 21 天,绒毛膜和尿囊膜发生,胎盘逐渐形成。最初 2 个月是器官系统建立基础的时期,此后各器官系统在这个基础上继续生长,调整和完善机能。

第二期,胎儿脑继续发育,大脑出现沟回,器官机能也逐渐发展。

5 个月时,胎儿长可达 20cm,头发长出,全身覆以软毛,心搏已能听出,每分 120～160 次,此时如离开母体(流产),尚不能成活。6 个月时,胎儿基本长成,此时流产,胎儿可能成活(在保温箱中,帮助呼吸)。

第三期,胎儿继续生长,神经系统和其他器官系统完善化。

从第 7 个月开始,胎儿体高、体重增加很快,很多神经通路形成。在母体腹部外面已能测出胎儿大脑皮层的脑电波,故此时母亲应摄入足够的高质量蛋白质,以保证胎儿的发育。

一般在分娩前一个月,胎儿从母体获得抗体(IgG)。婴儿出生后一两个月内利用母亲的抗体防止感染,以后自身免疫系统健全起来,才产生自己的抗体。

(4)胚胎的膜　陆生脊椎动物胚胎外面有 4 层膜(图 12-52),即羊膜、绒毛膜、卵黄膜和尿囊膜。

羊膜是从胚胎本身长出来的膜,折叠在胚胎外面,将胚胎包裹起来。羊膜所形成的腔称为羊膜腔。腔中液体称为羊水,胚胎浴于羊水中,可免受震动伤害。陆生动物来自于水生的祖先,羊膜则是从水进入陆地的一个重要适应。有了羊膜和羊水,胚胎就可在自身的水环境中发育,免受干燥之苦。

羊膜之外有绒毛膜。绒毛膜是从胚泡外围的细胞,即滋养细胞发育而来,爬行类和鸟类的绒毛膜很薄,黏附在卵壳的内表面。人和其他胎盘哺乳类的绒毛膜很厚,紧贴在母体的子宫壁上,并有许多绒毛状突起伸入子宫壁中。绒毛膜和母体的子宫壁共同形成胎盘。

尿囊膜是胚胎消化管的外延物。在爬行类和鸟类,尿囊的作用是收集含氮的代谢废物,即尿酸结晶。等到孵化,幼体破壳而出时,尿囊及其废物即被遗弃。人胚胎的尿囊很小,没有功能,是进化过程中遗留下来的。

卵黄囊也是消化道伸出的囊。在卵生脊椎动物,卵黄囊中充满卵黄。哺乳动物和人胚胎也有一卵黄囊,但只是一退化器官,无营养意义。

羊膜、卵黄囊和尿囊都是从胚胎的腹面延伸出来的结构。胚胎逐渐长大,从腹面延伸出来的羊膜相对地变细,形成一管,将已经缩小的尿囊和卵黄囊包围起来,形成一条和胎盘相连的带子,即是脐带(图 12-52)。脐带中有胎儿的动脉和静脉,它们伸入到胎盘中而形成毛细血管网。

5. 分娩　分娩是哺乳动物成熟的胎儿从子宫经阴道排出体外的过程,通常分为三个时期:子宫颈扩张,娩出胎儿,最后娩出胎盘。

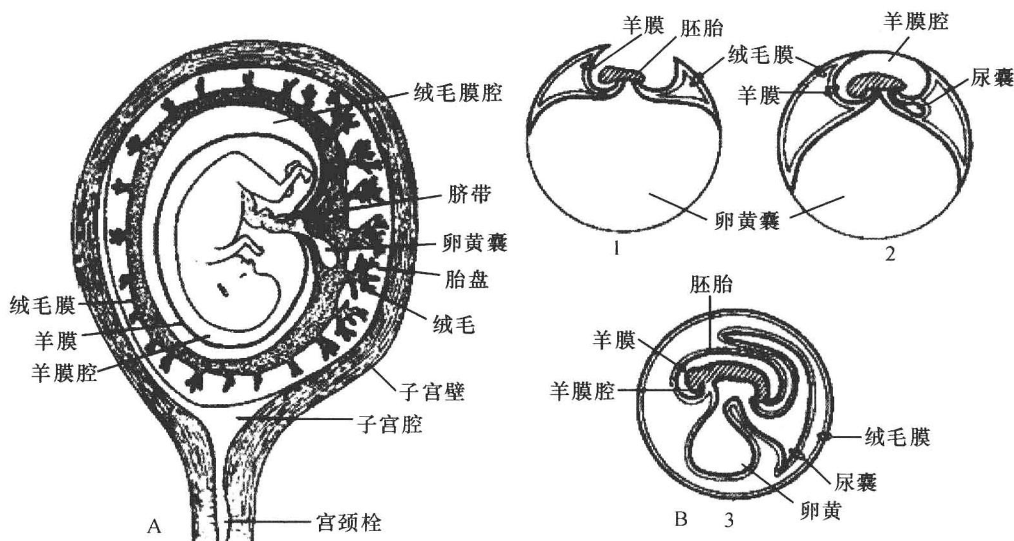


图 12-52　胚胎外膜

A. 人胚胎外膜，宫颈栓主要是黏液物质在孕激素的作用下产生的，防止细菌人侵　B. 鸟类胚胎外膜

分娩过程受多种因素的影响，包括孕酮、雌激素、前列腺素、催产素和松弛素等激素的调节；还包括子宫肌和子宫颈壁中的牵张感受器的作用。

分娩首先是由胎儿启动的。胎儿垂体分泌的催产素作用于子宫内膜受体，引起子宫内膜分泌前列腺素→子宫肌收缩→子宫肌层牵张感受器兴奋→母体下丘脑分泌催产素→子宫肌收缩更加有力……这样通过正反馈调节使子宫有足够的力量进行收缩以完成分娩。

6. 哺乳　哺乳是哺乳动物生殖的最后阶段。多种激素参与了乳腺的生长、分泌以及乳汁的产生和释放。在妊娠期，由于大量雌激素的作用，以及生长激素、甲状腺激素、胰岛素、皮质醇等的刺激，再加上胎盘分泌的多种激素，乳房的体积可增长约一倍。妊娠期间高浓度的孕酮抑制了催乳素的活动，乳房发育但并不泌乳。卵巢类固醇激素表现为与催乳素协同刺激乳腺增生，但却拮抗催乳素的泌乳作用。分娩后，由于胎盘类激素水平的下降，启动了泌乳功能。

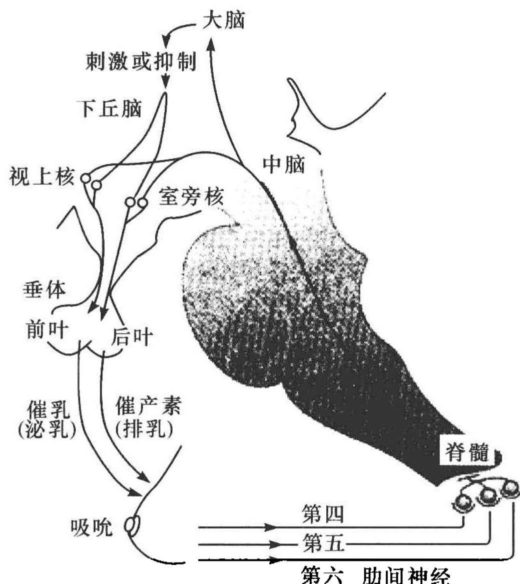


图 12-53　吸吮刺激与排乳反射的路径示意图

婴儿吸吮乳头能刺激乳房中的感觉神经引起射乳反射。与其他普通的反射不同的是，射乳反射弧的传入通路是神经性的，而传出通路却是体液性(激素)的。吸吮刺激能引起催产素、催乳素和 ACTH 的释放，并抑制了促性腺激素的释放。乳头上存在大量的感觉神经末梢，当乳头受到刺激时，传入冲动传到下丘脑，引起催产素的分泌，并经神经垂体释放到血液中；同时下丘脑神经元作用于腺垂体，引起催乳素的分泌并释放到血液中。当催乳素和催产素传至乳腺时，引起肌样上皮细胞收缩，使乳汁进入乳导管中(图 12-53)。

对于一些类别的动物而言，哺乳具有很强的避孕效果。这是由于催乳素能抑制排卵，而吸吮能刺激催乳素的分泌。对人类而言，这种作用并不太显著。

婴儿出生后的 2 天内，乳腺无乳，只分泌一种透明液体，称为初乳，其主要成分是蛋白质和乳糖，无脂类。第 3 天左右乳腺才开始泌乳。人乳及初乳带有母亲的抗体，其成分也比牛乳等更适合婴儿的需要。

五、胚后发育

对于整个动物界来说，胚后发育可分为直接发育和间接发育两种类型。直接发育就是在整个胚后发育过程中，整个个体乃至各个器官和系统主要是体积上的长大，结构和生理上逐步完善，而在形态和生活习性上基本不变的一种发育方式。人的胚后发育就属于直接发育。婴儿初生时，牙齿没有长成，身体各部比例也和成人有异(图 12-54 和 55)，头大腿短。以后头部生长变慢，其他部分继续生长，逐渐达到成人时期各部分的比例。身体各部器官的生长速度也是不同的。大脑和脊髓在儿童时生长快，到了 9～10 岁时，就达到了成人的体积；胸腺和淋巴组织在 12 岁时生长达到高峰，以后逐渐退化或减少到成人的水平；生殖系统发展缓慢，直到 12 岁以后才迅速生长。整个身体到 20 岁左右即达成人的水平。

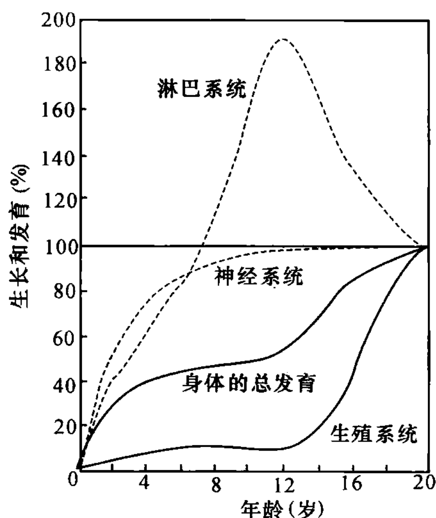


图 12-54　人体各器官、系统生长和发育的 4 种主要类型曲线

图中的 100%是表示达到 20 岁成人的大小

间接发育又称变态发育，是指在整个胚后发育过程中，不仅个体大小有明显差异，就是形态、结构、生理乃至生活习性都有很大的变化，并且这些变化都是在短时间内完成的。如青蛙、蟾蜍、苍蝇和蚊子等多种动物都属于变态发育。青蛙的幼体——蝌蚪，无足有尾，无肺有鳃，用鳃呼吸，氨是主要的含氮排泄物，水中生活；而成蛙，有四足无尾，有肺无鳃，用肺呼吸，尿素是主要的含氮排泄物，陆地生活。

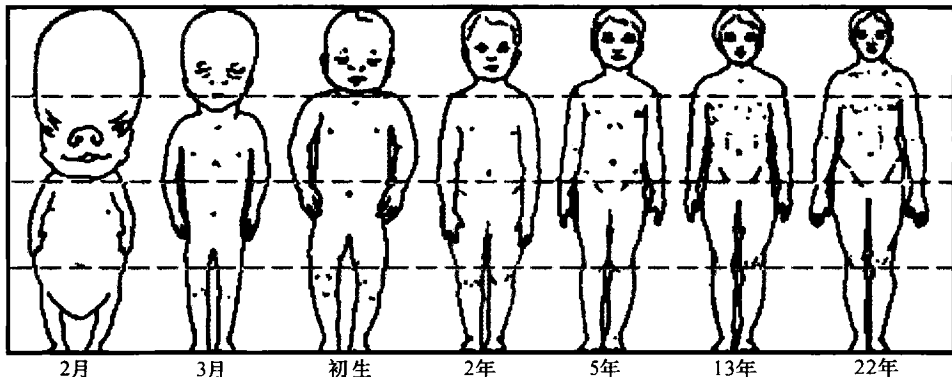


图 12-55　人胎儿和胚后的体部比例调整

第四节　动物生命活动的调节与稳态

对于原生动物、海绵动物来说，由于尚无神经结构，因而其生命活动的调节完全是由各个细胞自身的原生质来完成的，即为自身调节。自腔肠动物开始有了神经结构，生命活动由“神经－体液－免疫”调节网络共同完成，但自身调节仍有一定的意义；随动物进化程度的提高，神经结构越来越复杂，并成为生命活动的主要调节方式。因此，动物生命活动的调节包括：自身调节、神经调节、体液调节和免疫调节。

自身调节是指细胞、组织乃至器官在不依赖于外来的或体液调节情况下，自身对刺激发生的适应性反应过程。例如，骨骼肌或心肌的初长(收缩前的长度)能对收缩力量起调节作用，当初长在一定限度内增大时，收缩力量会相应增加；反之就会减弱。又如血管在一定范围内发生舒张与收缩也是一种自身调节。一般来说，自身调节的幅度较小，也不十分灵敏，但对于生理功能的调节仍有一定意义。

一、神经调节

神经调节的基本方式是反射，反射就是反射弧的感受器接受刺激产生神经兴奋，并通过传导最终引起效应器发生反应的过程。

(一)刺激及其要素

刺激属于动物体内、外环境的变化，而这些变化必须满足三方面的条件才能成为刺激，才能引起细胞或组织的兴奋。这三个要素是：强度、时间、强度的变化率。

动物体内、外的环境变化必须达到一定的强度才能引起神经的兴奋，这个最低的刺激强度称为阈强度。对于神经兴奋的产生和传导来说，大于阈强度的刺激与阈强度的刺激，其效果是完全相同的。

阈强度的大小与刺激所持续的时间、刺激强度变化的速率有关；刺激的时间越长、变化速率越大，阈强度越小。

如图 12-56 所示，在一定的范围内，刺激强度变化速率不变时，阈强度的大小与持续的时间成负相关。刺激持续的时间长到一定大小，阈强度就不再减小，这个最小的阈强度称为基强度。在基强度下引起组织兴奋的最短作用时间，称为利用时。在 2 倍基强度下引起组织兴奋所需的最短刺激作用时间称为时值。时值是衡量组织兴奋性的重要指标之一。

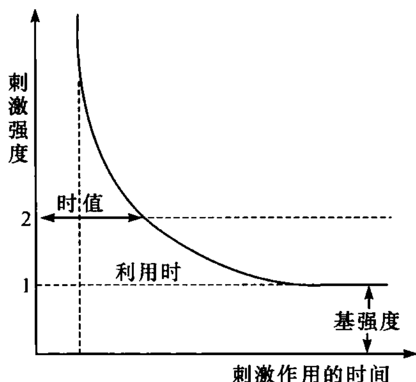


图 12-56　阈强度与时值的关系曲线

(二)神经传导

1. 动作电位在纤维上的发生　神经冲动就是兴奋在神经纤维上的传导，也就是动作电位沿着神经纤维的顺序发生。这一过程与膜上的 Na^+-K^+ 泵和各种离子通道(尤其是 Na^+ 和 K^+ 通道)有直接关系。神经冲动在树突和在轴突上的传导是有所不同的，以下着重讲述轴突上的兴奋产生和传导过程。

(1)静息电位的形成　早在 20 世纪初，人们就已经发现细胞膜内外存在各种不同浓度的离子，其中最重要的是 Na^+ 和 K^+，以及 Cl^- 和细胞内不易透膜扩散的大的有机负离子，并且神经细胞膜外的 Na^+ 和 Cl^- 比神经细胞中的多，K^+ 比神经细胞中的少。这种 Na^+、K^+ 在细胞膜内外的不平均分配是靠 Na^+-K^+ 泵维持的(图 12-57)。

Na^+-K^+ 泵的活动需要 ATP 供能，神经纤维的 Na^+-K^+ 泵每消耗一个 ATP，可将 3 个 Na^+ 逆浓度梯度泵出细胞，而同时只将 2 个 K^+ 逆浓度梯度泵入细胞，这就使膜的内外出现了 Na^+ 和 K^+ 两个相反的浓度梯度。与此同时，由于膜上有许多离子通道(以帮助协助扩散)，是门控的，通常有不同程度的关闭。其中就有 Na^+ 通道和 K^+ 通道，所以在浓度梯度的驱动下能进行协助扩散；但 K^+ 通道透性比 Na^+ 通道的更高，高出 50～100 倍，以至于 K^+ 很容易从膜内向膜外扩散，而 Na^+ 很难自膜外向膜内扩散。

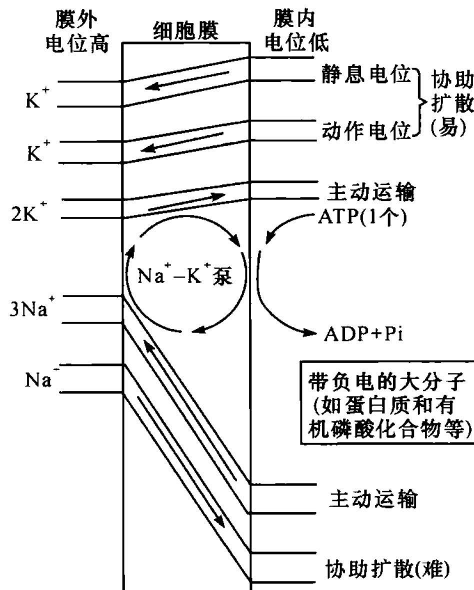


图 12-57　神经细胞在静息状态下，Na^+、K^+ 的过膜运输

(图中管道的陡度示膜内外 Na^+ 和 K^+ 的浓度差)

由于 Na^+-K^+ 泵和透性不同的 Na^+、K^+ 离子通道的存在，在静态时，膜内外的电位是不同的，即外正、内负，这也就是膜的极性。此外，细胞内还有很多带有负电的大分子，如某些蛋白质和某些有机的磷酸化合物，由于这些分子体积大，不能透过细胞膜，因而加强了膜内的负电性。

用微伏表可以测出神经纤维膜内外有 70mV 的电位差(图 12-58)。因为膜内是负电性，一般习惯写成一

70mV,这是在神经未受刺激时,也就是处于静态时的膜内电位,故称静息电位。可见,静息电位需要 ATP 供能来维持。各种细胞的表膜与神经细胞一样,都是有极性的,但静息电位各有不同,在－20～－200mV 之间。

综上所述,动物细胞膜的静息电位是靠质膜上的 Na^+-K^+ 泵和透性不同的 Na^+、K^+ 和 Cl^- 等通道来维持的;如果 ATP 供能不足,就会导致静息电位变小。

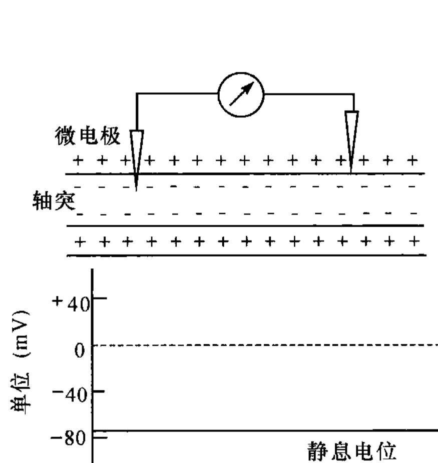


图 12-58　静息电位的测定

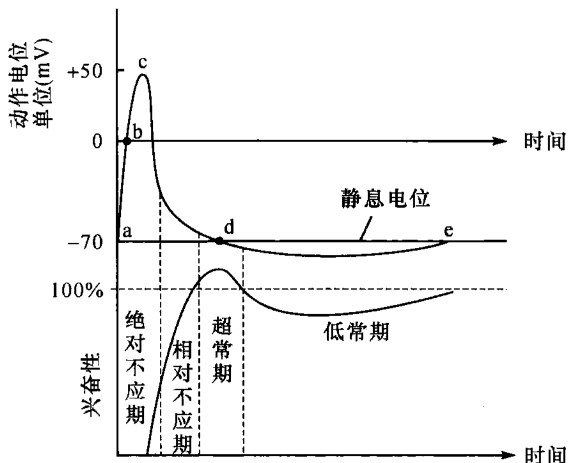


图 12-59　动作电位的发生及与质膜兴奋性的变化关系

曲线 a—b 为去极化;曲线 b—c 为反极化;曲线 c—d—e 为复极化;d—e 为后超极化

(2)动作电位的发生　神经膜的某一点受到刺激时,膜的透性发生急剧变化,即先增大尔后又减小,导致膜电位由－70mV→＋50mV→－70mV,这种可以传导的变化就是兴奋的发生,这时的膜电位,即非静息电位称为动作电位。动作电位发生的具体过程可分为去极化、超射和复极化三个阶段(图 12-59),与离子通道开闭变化之间的关系见图 12-60 和表 12-18。

表 12-18　一个动作电位的周期发生过程

质膜状态	静息状态	去极化	反极化	复极化	
Na^+-K^+ 泵	工作	几乎没有工作		快速工作	
Na^+ 通道	几乎关闭	正反馈性地迅速打开	迅速关闭并暂时失活		
K^+ 通道	开放	缓慢增加开放程度		开放程度先继续增而后减小	
Cl^- 通道	几乎关闭	开放		关闭	
对刺激反应灵敏性	灵敏	灵敏到迟钝	峰电位前后都没反应		只有超过阈值的刺激才可能会有反应

①去极化和超射　在静息状态下,神经膜的 Na^+ 通道大多是关闭的。神经膜某处受到足够强度(即阈强度)的刺激时,该处一些 Na^+ 通道打开,膜外大量的 Na^+ 顺着浓度梯度进入膜内。这一膜电位的变化又反作用于膜,使膜上有更多的 Na^+ 通道被打开,结果有更多的 Na^+ 流入。这是一个正反馈的倍增过程,使膜内外的 Na^+ 达到平衡,膜的电位从静息时的－70 mV 转变到 0 mV,并继续上升到＋50 mV。膜内的电位从－70mV 到 0mV 的过程称为去极化,由 0mV 到＋50 mV 的过程为反极化(又称超射)。

在反极化过程中,Na^+ 通道逐渐关闭起来,并且对刺激没有反应,即暂时失活、不再打开;只有等到复极化完成后,Na^+ 通道遇到刺激才能再次打开。Na^+ 通道这一短暂的失活时期相当于神经传导的不应期。不应期有绝对不应期和相对不应期之分。

绝对不应期:无论刺激强度多大,神经细胞都不能产生兴奋。绝对不应期决定着两次相继兴奋之间的最小间隔时间;如果最小间隔为 2ms,则每秒钟可产生 500 次冲动(1s＝1000ms)。

相对不应期：只有刺激高于正常阈值，神经细胞才能兴奋。低常期也属于相对不应期，但超常期的质膜对刺激的灵敏性更高。

②复极化　在反极化完成时，开放的 Na^+ 通道关闭，也失活（对刺激没有反应），由于 Na^+-K^+ 泵的活动使动作电位逐渐下降，而此时 K^+ 通道的大大开放则加快了膜内电位从 +50mV 到 -70mV 的过程，这一过程称为复极化（又称再极化）。

③动作电位发生的特点　动作电位的发生非常迅速，每一个大约只有 1ms 的时间，并且是"全或无"的，不会有快慢或大小之分。也就是说，刺激要么有效，要么无效；不存在刺激的大小影响动作电位发生的快慢或膜电位变化的幅度。

静息电位的形成和动作电位的发生也存在于其他一切动物细胞中，只是像内分泌细胞和肌细胞等还有其他离子如 Ca^{2+} 的参与。Ca^{2+} 在胞外浓度远远高于胞内，它的内流参与细胞膜的去极化和反极化过程，同时还伴随着激素释放、肌肉收缩等活动。只是骨骼肌的静息电位主要靠 Cl^- 内流；心肌在去极化和反极化过程中，主要是先靠 Na^+ 内流后靠 Ca^{2+} 内流；而平滑肌在去极化和反极化过程几乎只靠 Ca^{2+} 内流。Ca^{2+} 的泵出细胞，靠与 Na^+ 对向转运。

(3)神经冲动传导的过程　神经纤维上的某一点受到阈强度的刺激，就会发生去极化和反极化，使得膜的同一侧这一点与左、右邻之间都产生电位差，因而左、右邻的膜离子通道尤其是 Na^+ 通道的电压门就会打开，也都和上述一样地发生动作电位。如此一处挨一处地连锁发生而出现了动作电位的顺序传播，这就是神经冲动的传导。

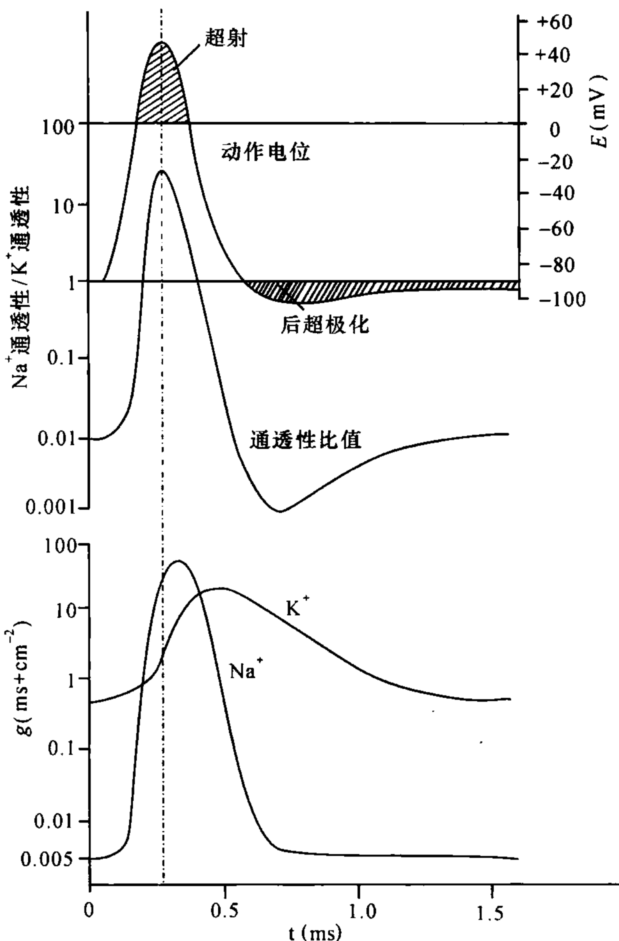


图 12-60　动作电位过程中 Na^+、K^+ 通透性的变化
Na^+ 通透性在动作电位早期增加了数千倍；
K^+ 通过性在动作电位晚期和后超极期增加约 30 倍

(4)神经冲动传导的三个特点　主要有：①动作电位的顺序发生，其强度始终不改变。这是由于静息电位主要是由膜上 Na^+-K^+ 泵消耗 ATP 来维持的。②神经冲动的传导可以在纤维上双向进行。③一次刺激只能引起冲动顺序发生一次，不会来回反复传导。这是由于动作电位发生时，该处的 Na^+ 通道会暂时失活，处于不应期，以至于不会被邻近的动作电位变化所激活，保证动作电位的顺序发生。

(5)神经传导的速度　神经纤维的直径越大，传导的速度越快。乌贼的大轴突传导速度可达 30m/s。有髓鞘神经纤维称为有髓（神经）纤维，其传导速度可达 100m/s。人和其他脊椎动物的神经如此快速的传导功能不是靠神经纤维的"巨大"，而是靠结构上的特征，即靠髓鞘的存在来实现的。

髓鞘包裹的部分，膜上的 Na^+ 通道和 K^+ 通道很少甚至没有，因而不能产生动作电位；有髓鞘神经的郎飞节处的膜（此处没有髓鞘）上有很多离子通道，是动作电位的发生处。这样，神经冲动就跳跃式传导（图 12-61），即一个郎飞节出现的动作电位引起相邻郎飞节出现动作电位。这种跳跃式传导不但大大加速传导的速度，而且是节能的。实验证明，有髓鞘神经传导所需的能量不过是同样大小的无髓鞘神经的 1/5000。

2. 神经冲动在神经元之间的传导——突触传导

(1)突触的类型及结构　轴突的末端分为许多小支，各小支的末端膨大成小球，称为突触小体。突触小体和另一个神经元的树突或细胞体的表膜相连处即是突触（图 12-62）。突触是两个相邻神经元之间传导神

经冲动的结构。根据神经冲动通过突触方式的不同，突触可分为电突触和化学突触两种（图 12-62）。根据形成突触的两个神经元部位的不同，突触可分为"轴突—树突"型、"轴突—胞体"型、"轴突—轴突"、"树突—树突"型等四种常见类型，这些连接方式均有其不同的功能意义。此外，在电镜下还发现无脊椎动物和低等脊椎动物的神经组织中的神经元之间的任何一部分都可以彼此形成突触。

①电突触　在电突触中，突触前膜和突触后膜之间以间隙连接相连，这种间隙连接使两胞膜之间有一系列的通道，以原生质相通，神经冲动能像在纤维上那样直接通过。腔肠动物的神经网，以及蚯蚓、虾、软体动物等无脊椎动物的突触主要是电突触。这种电传递也存在于平滑肌之间、心肌细胞之间、感受器细胞与感觉神经元之间。

电突触有两个特点：传导速度很快，传导方向大多是不定的。

②化学突触　电镜下的化学突触由突触前部、突触间隙和突触后部三部分构成。在无脊椎动物中，轴突大多和其他神经元的树突形成突触。在脊椎动物，轴突可和树突相连，但更多的则是与细胞体的表膜直接形成突触。

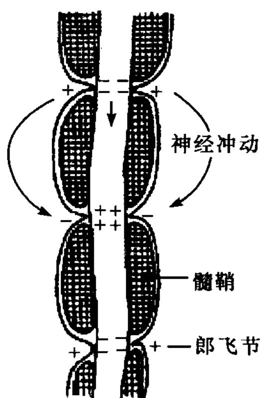


图 12-61　神经冲动的跳跃式传导

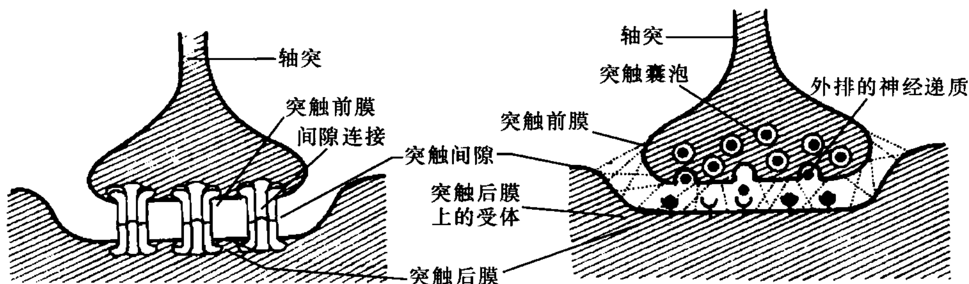


图 12-62　突触

A. 电突触　B. 化学突触，注意突触前膜中的突触囊泡，内含神经递质（乙酰胆碱）

突触前部：主要由突触前膜和突触小泡等组成。突触小泡有多种类型，在一个突触前部内具有成百上千个突触小泡。突触小泡含有神经递质，如乙酰胆碱或肾上腺素等。

突触后部：突触后部是后一神经元或效应细胞与突触前部相对应的局部区域。不同突触后膜上有不同的受体，它能与突触前部释放的神经递质特异性结合而使突触后膜 Na^- 通道打开或 Cl^- 通道打开，因而发生兴奋或抑制。这种特点使得化学突触上的兴奋传导只能是单方向进行。

突触间隙：突触间隙是突触前膜与突触后膜之间宽约 20～50nm 的狭窄间隙，神经冲动不能直接通过，只有借助于某些化学物质（叫神经递质）来传递信息。

(2)化学突触的冲动传导过程　当神经冲动从轴突传导到末端时，突触前膜上的 Ca^{2+} 通道打开，突触间隙中的 Ca^{2+} 大量进入突触前膜；此时，突触囊泡可能是由于 Ca^{2+} 的作用而移向突触前膜，与突触前膜融合，以胞吐的形式将其中的递质释放到突触间隙；之后递质与突触后膜表面的特定受体结合，使 Na^+ 通道大大开放，引起后膜由静息电位变为动作电位，并依次传往细胞体和轴突。这种突触属于兴奋性突触。递质的释放和传递的快慢直接决定兴奋在反射弧上的传导速度。可见，化学突触兴奋传导时易发生疲劳，而且也较纤维上的慢。

化学递质引起突触后膜透性发生变化后，有的递质（如乙酰胆碱）被相应的酶所破坏；有的递质（如 γ 氨基丁酸）直接被突触前膜吸收回去；有的递质（如谷氨酸盐）被神经胶质细胞所吸收并转移到突触前膜中去重新被利用。

(3)兴奋性突触和抑制性突触　神经冲动能否通过化学突触决定于这一突触释放的递质的性质和突触后膜的受体类型。如果释放的递质能使突触后膜去极化，一定量的递质就可使突触后神经元去极化而兴奋，实现神经冲动的传导，这种突触就是兴奋性突触。反之，如果释放的递质不但不引起突触后膜的去极化，反而加强膜的极化，即不仅 Na^- 通道的透性更差，而且促使 K^- 和 Cl^- 通道的大大开放，尤其是 Cl^- 的大量渗入，结果膜的电位差加大即超极化，需要的刺激阈强度增大，这种突触就是抑制性突触。

(4)突触前抑制和易化 这都发生在“轴突—轴突”的突触上，如图12-63。神经元A与神经B之间是一个兴奋性突触，当神经元C先兴奋并在末梢释放出γ氨基丁酸等递质与A末梢的相应受体结合后，使A末梢Cl^-通道大大打开而内流，产生超极化，使后传到A末梢的动作电位幅度变小，以至于进入A末梢的Ca^{2-}数量减少，导致A释放的兴奋性递质的量减少而突触后膜的兴奋性减弱。这就是突触前抑制，反之就是突触前易化。突触前抑制在中枢广泛存在，多见于感觉传入途径中，对调节感觉传入活动具有重要作用。

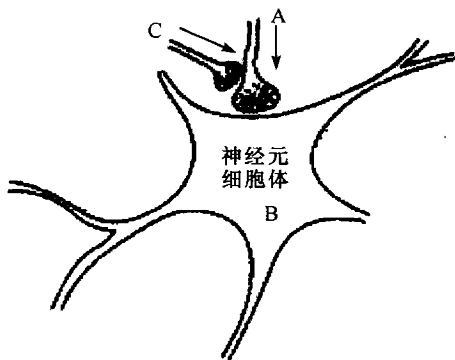


图12-63 突轴前抑制和易化

(5)突触传递的特点

①单向性传导 这是由于突触小泡只存在于突触小体中，因此就决定了突触递质只能在突触前膜释放并扩散到突触后膜。

②突触延搁 突触中的化学传递耗时长，这个时间决定了一个反射弧完成一个反射活动的快慢。

③突触传递的整合 每一个神经元的轴突和树突或细胞体可能同时与多个神经元相连，尤其是一个中间神经元可与成千上万个神经元形成突触。

一般说来，一个突触小体的递质量不足以引起突触后细胞的兴奋。只有几个突触前细胞产生的递质共同作用才能使突触后细胞发生反应。

一个突触后细胞可同时与几个突触前细胞分别连接成若干个兴奋性突触和若干个抑制性突触，这些突触的作用效果既可以累加也可以互相抵消。如果抑制性突触发生作用时，那就需要更多的兴奋性递质的作用才能使突触后细胞发生兴奋。

由此可见，一个神经元就是一个整合器，随时都在接受成百上千的信息，随时都在对所接受的信息进行加工，使相同的信息叠加，相反的信息互相抵消，然后决定是兴奋还是抑制，这就是神经元的整合作用。由于机体内的神经元90%左右都位于脑和脊髓中，所以神经整合主要发生在脑和脊髓中。神经冲动在反射弧上传导的速度和传导途径都要受突触调节和控制。

④突触疲劳 高频率的神经冲动持续通过突触，可以使突触小体内神经递质释放速度超过合成速度，导致神经递质暂时耗竭，致使信息通过突触的效率下降。

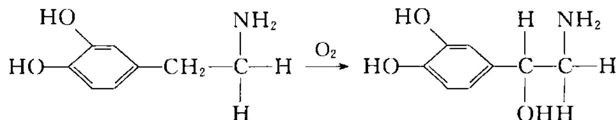
⑤突触对内环境变化具有敏感性 代谢的变化、离子浓度的改变、递质失活障碍、递质与受体结合障碍等都会影响突触传递效果。

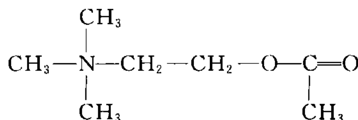
3. 神经递质 神经递质包括经典神经递质和神经肽2大类。在合成步骤上，经典递质在神经细胞中合成只需要几步反应；而神经肽类的过程要经历在核糖体上合成的多肽转移到内质网，再到高尔基体并与酶类一起装入突触小泡内，逐步被酶切割成有活性的神经肽。从作用效率来看，经典递质一般起效快，失效也快；而神经肽一般起效慢，作用持久，所以神经肽不但起神经递质的作用，也起调节细胞对经典递质反应的作用。另外经典递质发挥作用后迅速解体失活，重新摄入突触小体再被利用；神经肽在发挥作用后被酶解失活，不再重新摄取。

(1)经典神经递质

①经典神经递质的类型 目前已经明确的经典递质有三类：①乙酰胆碱(Ach)；②单胺类：包括肾上腺素(E)、去甲肾上腺素(NE)、多巴胺(DA)、5-羟色胺(5-HT)；③氨基酸类：包括谷氨酸、天冬氨酸、γ-氨基丁酸(GABA)、甘氨酸等。

乙酰胆碱是周围神经系统中最主要的神经递质，在脑中较少见。去甲肾上腺素是脑中常见的神经递质，其作用是兴奋。中枢神经系统还有多种神经递质，如多巴胺、5-羟色胺、谷氨酸、天冬氨酸和γ-羟基丁酸等，这些递质和去甲肾上腺素都是氨基酸的衍生物。





多巴胺　　去甲肾上腺素　　乙酰胆碱

②经典递质的作用机制　实验表明，神经递质对于膜透性的影响有两种机制：1）神经递质与受体结合后促使突触后膜的膜蛋白的构象发生变化，打开某些离子通道；也可能使已经存在的离子通道关闭，这两种结果导致突触膜的透性发生改变。2）神经递质与受体结合后，细胞膜上的某种酶被活化，启动了第二信使，如环腺苷酸（cAMP）或环鸟苷酸（cGMP），结果仍然是改变突触后膜的极化程度。有些神经递质只启动一种机制，另外一些神经递质如乙酰胆碱有两种受体，也就可以启动两种机制。

③经典递质的兴奋性和抑制性　同一种递质对某些神经元是兴奋性的，对另一些神经元则可能是抑制性的，这与突触后膜的受体性质有关，即同一递质与不同的受体结合，可能有不同的效果。如乙酰胆碱作用于骨骼肌引起兴奋，而作用于心肌则引起抑制。

（2）神经调节物　有一些小肽分子，统称为神经肽，如内啡肽、干扰素、抗利尿激素、催产素、促肾上腺皮质激素释放因子等，与膜上的受体结合，可改变离子通道或启动第二信使，常常有调节细胞对经典神经递质反应的作用，有的也有直接的递质作用。

内啡肽有缓解疼痛、振奋情绪的作用，与吗啡、海洛因同效。这些物质都是与同样的受体结合而引起同样的效果，但是吗啡、海洛因与受体结合后产生负反馈，减少机体内啡肽的产生，因而成瘾。

（3）递质共存　目前发现的小分子递质和大分子递质有100种以上，原认为一个神经元只合成一种递质，但近年来发现一个神经元内可合成两种以上的经典递质或两种以上的神经肽，一个神经元也可合成经典递质和神经肽，人们把这种现象叫递质共存。共存递质的释放主要是突触小体内存在有2种大小不同的囊泡（即突触小泡），经典递质储存在大、小两种囊泡里，而神经肽与经典递质共同储存在大囊泡里。低频率信息可使小囊泡释放递质，高频率信息则使大囊泡释放递质。这样经典递质和神经肽共同释放，共同传递信息，可起相互协同作用或拮抗作用，有效地调节细胞或器官的生理功能，还可通过突触前互相调节来改变递质的释放量，有利于加强或减弱作用强度。

4. 反射活动的一般特征

（1）规律性　反射是动物体对一定刺激的规律性反应，即反射活动是定型的。

（2）协调性　一个躯体反射往往包括多块肌肉、几个关节和肢体的活动，这些活动是协调发生的。主要通过诱导、扩散、最后公路原则、优势原则、大脑皮层的协调作用和反馈等方式完成。

（3）适应性　动物机体的每一个反射活动都具有一定的适应意义。如给狗进食会引起分泌唾液，这是对食物消化的一种适应。

（4）反射结构的完整性　在自然情况下，机体进行的任何一个反射活动都是通过完整反射弧的。

（三）反　射

1. 中枢神经元的连接方式　中枢神经系统内的神经元数量极多，它们之间的连接方式主要有：单线式、环路式、会聚式和分散式4种。见图12-64。

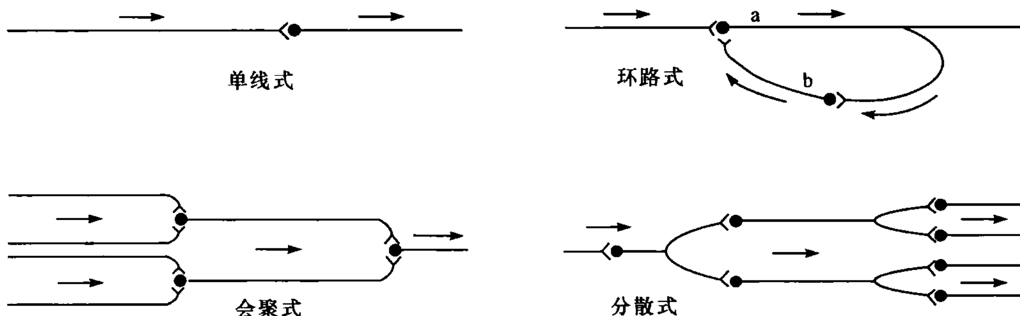


图12-64　中枢神经元的四种连接方式

视网膜中央凹部分的双极细胞与神经节细胞的连接就是单线式的，这种连接方式保证了反射活动的高度精确性。在环路式联系中，a神经元发生兴奋并传至b神经元，如果b是抵制性的，那么通过b的环路实现回返抑制；如果b是兴奋性的，通过b的环路将会增加或延长a的兴奋作用，因此环路式联系可使反射活动精确和持久。由于中枢神经系统内的冲动既有兴奋性的也有抑制性的，通过会聚式的神经联系以实现整合作用，最后决定其反应的性质。分散式连接有利于扩大神经系统的活动范围。

2. 反射活动的特征

(1)时间总和与空间总和　如果对外周施以较弱的单个刺激,可能不引起反射活动;如果给予同一个神经元以同样强度的连续刺激,就会引起反射活动,这就是时间总和;如果分别给予2个或多个神经元以较弱的单个刺激,也会引起反射活动,这就是空间总和。其原理是:单个刺激使突触小体一次兴奋,只有少量突触小泡释放少量的递质,对突触后膜的刺激还没达到阈刺激;当上次递质与受体结合还没分离之前,第二次、第三次刺激释放的递质也与突触后膜的受体结合了,这样叠加后就达到了阈刺激;如果多个神经元向同一突触后膜释放递质,同样也有叠加的效应。

(2)反射时与时间延搁　从刺激开始作用于感受器起,到效应器发生活动所经历的时间称为反射时。冲动经过反射弧的中枢结构所经历的时间称为中枢延搁。中枢延搁是由于突触传递的时间延搁所造成的。实验证明,兴奋通过一个突触约需0.5ms。

(3)后放　在反射活动中,刺激停止后,传出神经元往往还可以继续发放冲动,使反射活动持续一段时间,这一现象叫做后放。其机制可以用"兴奋在中枢的环路式传递"来解释。

(4)局限化与扩散　一个较小强度的刺激往往只引起较局部的反射活动,称为反射的局限化;如果感受器不变而刺激强度加大,可能会引起较广泛的反射活动,称为反射的扩散。

上述的时间总和、反射时与时间延搁、后放属于时间特征。空间总和、局限化与扩散属于空间特征。

3. 反射活动的反馈调节　当一个刺激发动一个反射后,效应器的活动必然又刺激本身或本系统内的感受器,使其发出冲动进入中枢,这个继发性的传入冲动对维护与纠正反射活动有重要作用,这个调节方式称为反馈调节。如神经对稳定血压和体温的调节都是通过负反馈方式进行的,而对哺乳动物分娩过程的调节则是通过正反馈方式进行的。负反馈调节能确保机体某些生命过程趋于稳定,是神经调节的最普遍方式。

(四)神经系统对躯体运动的调节

1. 脊髓的非条件反射调节　通过这种方式能单独完成对躯体运动的调节。所以,当脊髓与高位中枢断离后,断离面以下的脊髓会暂时丧失反射活动的能力,这种现象称为脊休克。之后持续一定的时间,脊髓的反射功能可逐渐恢复。

2. 高级中枢参与肌紧张的调节　脑干的网状结构、小脑和大脑中的一些中枢组成了对肌紧张调节具有功能相反的2个系统,即易化系统和抑制系统。前者能使肌紧张加强,而后者能使肌紧张减弱。

3. 小脑参与随意运动的调节　在结构上,小脑与内耳的前庭、与脊髓之间有直接的神经联系,在维持姿势、平衡身体、调节肌紧张、协调随意运动中起重要的调节作用。小脑损伤,人体不能完成精确的动作。

4. 大脑皮质的运动区支配躯体随意性运动　与运动相关的大脑皮质区域有很多,主要有初级运动区(即躯体运动区)、前运动区、辅助运动区等。前运动区位于初级运动区之前,辅助运动区位于两半球纵裂的内侧壁。

总之,运动因发起中枢水平的不同而被分为下意识的反射活动和有意识的随意运动。中枢神经系统对运动的控制可分为大脑皮质、脑干和脊髓三级调控,并接受小脑与基底神经节的两个反馈性修饰(图12-65)。大脑皮质运动区的神经元发出下行传导束,通过脊髓的运动神经元发起随意运动。脑干的运动神经元接受来自前庭、视觉、躯体的各种感觉和大脑皮质的下行调控信息,并通过脊髓的运动神经元控制肌肉的紧张度和肌体的姿势。脊髓的前角运动神经元是运动系统的最后公路。肌肉运动状态又经过肌梭等运动觉感受器的传入神经将信息反馈至各级运动调节中枢。小脑和基底神经核运动的修饰和策划,为大脑皮质运动神经元提供信息,使运动的轨迹、力度、速度更加准确、精细和协调。

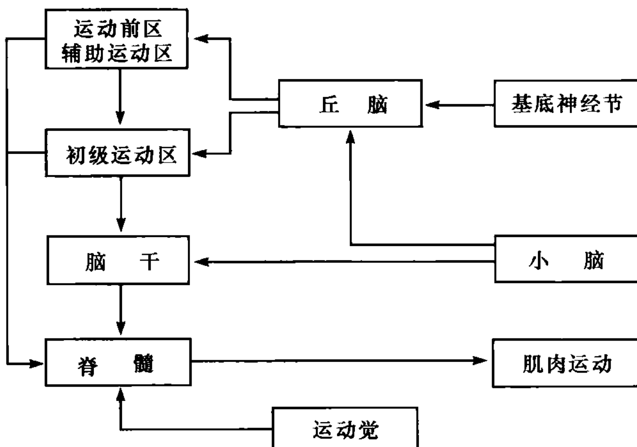


图12-65　运动的调控系统

（五）神经系统对内脏活动的调节

1.内脏活动的调节主要靠植物性神经系统来完成　植物性神经系统在调节内脏活动的过程中是相对独立的，在很大程度上不受意识的调控；实际上，植物性神经系统的活动也受大脑皮质和皮质下各级中枢的调节。该系统可通过对心率、血压、呼吸节律、体温及其他内脏活动的调节，以维持内环境的稳定。

2.植物性神经系统的中枢调节

(1)脊髓低级中枢对内脏活动的调节　依靠这些中枢能独立完成对血管运动、排尿、排便、发汗和勃起反射等内脏活动的调节，但脊髓管理的内脏反射平时经常处于高级中枢的控制之下。

(2)低位脑干对内脏活动的调节　延髓和中脑中的植物性神经中枢直接通过副交感神经纤维支配头部的所有腺体、心脏、支气管和肺、喉至小肠及肝胰腺的活动。脑干的网状结构中的一些中枢通过下行传导束作用于脊髓，以调节脊髓的自主性神经功能。

(3)下丘脑对内脏活动的调节　下丘脑与大脑及脑干有密切的形态及功能联系，下丘脑兼有神经系统和内分泌系统的双重功能，是神经内分泌活动的中心，将神经调节与体液调节结合起来，形成自主神经的皮质下中枢，对垂体和内分泌活动、生殖、水盐和血糖平衡、体温、摄食、睡眠和生命节律、免疫反应和情绪反应等活动有着广泛的调节作用。因此，下丘脑是控制内脏活动的高级中枢。

①调节内分泌腺的活动　能分泌多种“释放激素”和“抑制激素”，通过控制垂体功能而影响多种内分泌腺的活动。

②调节内脏活动　下丘脑能分泌催产素直接影响子宫和乳腺的活动，分泌升压素(抗利尿激素)促进肾小管和集合管对水的重吸收作用；通过植物性神经与胰岛A细胞和B细胞，及肾上腺髓质相连，从而促进胰高血糖素、胰岛素和肾上腺素的分泌，调节血糖平衡。

③调节体温　下丘脑含有主要的体温调节中枢，其中有热敏感神经元和冷敏感神经元，从而实现体温的神经调节，体温稳定状态下的温度数值由此确定。

④调节摄食　下丘脑是处理和调节饥、饱信息的主要中枢。下丘脑外侧区有摄食中枢，此区兴奋，持续摄食；此区损伤，拒食。下丘脑腹内侧区有饱中枢，此区兴奋，拒食；破坏此区，多食而趋肥胖。腹内侧区还分布有葡萄糖感受器，当血糖水平升高时导致饱中枢兴奋而抑制摄食中枢的活动，表现拒食。

⑤调控生命节律　下丘脑能控制人和高等动物的睡眠和清醒的节律活动。下丘脑的前部有一个睡眠中心，下丘脑的后部有一个清醒中心。刺激睡眠中心，神经元分泌5-羟色胺，它在这里的作用是阻止网状激活系统传入刺激，使大脑安静，于是人感到困了，结果就睡着了。下丘脑视交叉上核可能通过视网膜来感受外界环境光暗信号的变化，使机体的生命节律与自然环境的昼夜周期同步。

⑥调控喜、怒、哀、乐等情绪和性活动

(4)大脑皮质对内脏活动的调节　大脑皮质的边缘系统有调节内脏活动的作用，是最高级中枢，通过这些高级中枢能有效地调节血压、心率、呼吸运动、消化道运动与消化液的分泌、排尿排便、发汗和勃起、学习记忆等方面的活动。

（六）神经系统的感觉分析功能

感觉的产生依赖于从外周感受器经感觉传入通路至感觉中枢几个部分共同协调的活动。中枢神经系统从脊髓到大脑皮质的各级中枢对传入的感觉信息都有一定的整合作用，并将冲动沿特定的感觉通路上行，经相关核团神经元的中继，投射到大脑皮质的特定感觉区，整合后形成特异性感觉。

1.感觉信息传入的两种系统

(1)特异传导系统及其作用　各种特异感觉信息向中枢的传入一般经过三级神经元：第一级神经元位于脊神经节或有关脑感觉神经节内，第二级神经元位于脊髓后角或脑干有关神经核中，第三级则在丘脑的特异感觉中继核内。视觉多一级感光细胞，听觉更为复杂，而嗅觉的传入冲动不经过丘脑中转。

这种特异传导系统可引起明确的特定感觉，感觉部位与大脑皮质间一般有点对点的对应关系。不同感觉的特异投射纤维在大脑皮质投射区有一定的区域分布。

(2)非特异传导系统及其作用　非特异传导系统是指各种特异径路经过脑干网状结构时，发出侧支，经过多次更换神经元后，投射到丘脑的非特异核群，并在丘脑换元后，又弥散投射到大脑皮质的广大区域，提高大脑皮质的兴奋性，维持大脑的觉醒状态。

2.丘脑核群对感觉信息传入的作用　在大脑皮质发达的动物中，丘脑是感觉信息传入的重要中转站，

对感觉信息传人只进行粗糙的分析和综合，而后传向大脑皮质的特定区域。

3.大脑皮质的感觉代表区及其功能　见第十章第十三节“中枢神经系统”。

（七）脑的高级功能

1.学习和记忆　学习指人和动物通过神经系统接受外界环境信息而影响自身行为的过程；记忆指获得的信息贮存和提取再现的神经过程。

（1）非条件反射

①反射弧的结构特点　在动物胚胎发育成熟时就已经形成了，并且永久联系，所以刚出生的动物只要有适宜的刺激就能完成相应的、固定的非条件反射。

②刺激的类型　具体事物的刺激，如机械压力、温度、光线、气味、化学物质等与感受器的直接接触。这类刺激又称为非条件刺激。

③意义　必要的非条件反射的具备，能保证动物机体进行最基本的生命活动，以提高适应能力和存活率。

（2）条件反射

①反射弧结构特点　巴甫洛夫认为，大脑皮层是条件反射的器官，条件反射可能在条件刺激的皮层区与非条件刺激的皮层代表区之间建立了暂时联系。可见，完成条件反射的反射弧，其神经中枢是由相关的两个或两个以上的非条件反射弧的神经中枢所组成，这些中枢有着暂时的神经联系。而这种暂时的神经联系（即记忆），是通过无关刺激与非条件刺激（有关刺激）在时间上的多次结合（即学习）而形成的；这时，无关刺激也成了条件刺激（又叫信号刺激）。

②刺激类型及大脑皮质的两种信号系统　引起条件反射的刺激属于信号刺激，是代表具体事物的信号。像葡萄和杨梅的色、香、形对人来说有具体信号刺激的作用，为第一信号；而像“大大的葡萄”、“大大的、红紫色的杨梅”等语言或文字对人来说有具体信号的信号作用，为第二信号。只对第一信号发生反应的皮质功能系统称为第一信号系统，所有脊椎动物及高等无脊椎动物都可形成这一系统。能对第二信号发生反应的皮质功能系统称为第二信号系统，该系统是由语言中枢参与的，是人类特有的，是人出生后在第一信号系统的基础上，通过不断学习而形成的。

③意义　条件反射的建立，大大地提高了动物适应环境的能力。

（3）学习的分类　学习的分类方法有多种，按学习的形式通常分为联合型学习和非联合型学习。

联合型学习是两个或两个以上事件在时间上很接近地重复发生，并在大脑皮质内形成联系的过程。巴甫洛夫利用铃声与进食的多次结合，让狗学会一听到铃声就分泌唾液，这种学习方式称为经典条件反射。如果在响铃的同时训练一只猴子压一次杠杆，随即猴子得到食物的奖赏；如果在没响铃时猴子压杠杆则得不到食物的奖赏。如此强化多次，猴子就学会了在听到铃声时才压杠杆的条件反射。这种学习过程的特点是动物接受到一个信号后要主动完成一个动作才能得到奖赏，所以称为操作式条件反射。联合型学习是人类学习活动的主要方式，可依靠文字建立许多联系，并把学习积累的知识传给他人，这样不仅简化了学习过程，而且提高了学习效果。

非联合型学习不需要经过两种刺激建立联系，一种刺激即可产生，是一种较简单的学习形式，包括习惯化和敏感化。习惯化是指当一种不产生伤害性效应的刺激重复作用时，机体对该刺激的反应逐渐减弱的过程。人和动物依靠习惯化去掉许多无意义的信息应答。敏感化是反射反应加强的过程，具有“一朝被蛇咬，十年怕井绳”的效果，使动物学会更加谨慎和联想。敏感化有助于避开伤害性刺激。

（4）记忆的过程　人类的记忆过程可分为四个连续的阶段。

第一阶段是感觉性记忆：通过感官而获得的信息，首先在这里贮存，但信息量很有限，贮存的时间也很短，只有几百毫秒。通过把感觉性记忆的资料变成口头表达性符号（如语言或文字符号）或非口头表达性途径而转移到第一级记忆中。通过反复运用第一级记忆的资料不仅延长了第一级记忆，而且信息很容易转移到第二级记忆中。第二级记忆的信息量大而贮存时间又持久。自己和家人名字，以及每天都在进行操作的手艺等，也许永远也不会遗忘，这一类信息已是进入了第三级记忆。

图12-66示在每一级记忆内贮存的持续时间以及遗忘的可能机制。只有一部分的贮存资料能够到达最稳定的记忆之中。复习或运用使得从第一级转人第三级记忆更为容易。

（5）学习和记忆的机制　这是一个尚在研究中的问题。近年来的研究认为，突触的可逆性变化是学习

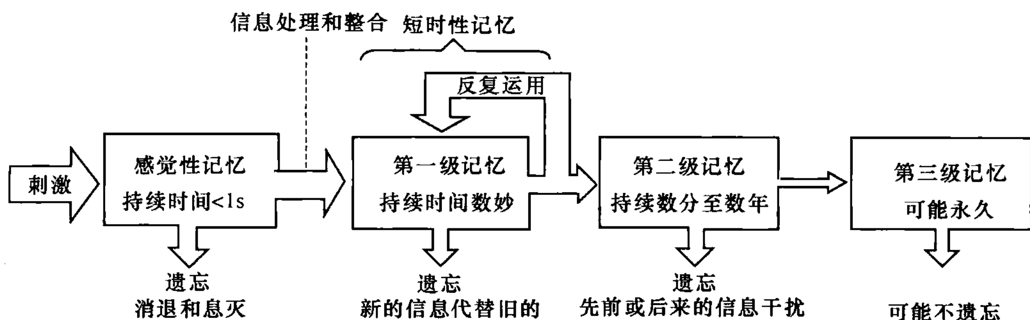


图 12-66 从感觉性记忆到第三级记忆的信息图解

和记忆的神经基础。突触的可逆性变化包括突触的结构可逆性和突触的传递可逆性。突触的结构可逆性是指各种类型的学习记忆训练，均可诱发与学习记忆相关的脑区产生明显的结构可逆性变化，即新突触的形成及突触的重排。突触的传递可逆性是指突触的反复活动引致突触传递效率的变化。

信号在神经通路中流动，尤其是高频率、多次重复的信号流动，会造成通路内微妙的变化，再碰上类似信号时通路会更为通畅；这种信息流动的易化是脑最重要的功能之一，即学习记忆功能。

1949 年 Hebb 提出一条定律：使用频繁的突触联系会变得更紧密，可理解为突触的特点是用进废退。长时程增强是 Hebb 学说的实验证据：高频刺激突触前神经元后，在突触后神经元上记录到的电位会增大，而且会维持相当长的时间。

目前认为，短时性记忆可能与神经元生理活动、神经元环路之间的联系及神经递质传递有关；而长时性记忆可能与新突触关系的建立有关，并有赖于脑细胞内 RNA 和新蛋白质的合成。人类的第一级记忆大概属于短时性记忆，而第二、三级记忆大概属于长时性记忆。

(八)感受器和感觉

1. 感受器和感觉器官 感受器是指分布在体表或组织内部的、专门感受机体内外环境变化的细胞及其附属结构。最简单的感受器就是外周感觉神经末梢，如痛觉感受器；有的感受器将裸露的神经末梢包绕有一些由结缔组织构成的被膜结构，如环层小体和肌梭等。感觉器官则除了感觉细胞外，还有协助和支持感觉细胞的细胞或组织，它们与感觉细胞共同构成一个对某种刺激能量形式有感受、放大和换能作用的复杂装置，如眼、耳、鼻等，都分布在头部，又称感官。

2. 感受器的换能作用 各种感受器都能把作用于它们的各种形式的刺激能转换为传入神经的动作电位。在换能过程中，一般不是直接把刺激能量转变为神经冲动，而是引起感受细胞相应的电位变化，称为感受器电位。感受器电位是一种过渡性电位，不具有“全或无”的性质，其幅度和时程随着空间和时间的延长而衰减。一般的感受器电位是去极化电位(也有超极化电位)，当感受器电位达到一定的阈值后，启动传入神经产生神经冲动。

3. 感受器的信息编码 感受器电位幅度和时程决定了传入神经冲动的频率，反映了刺激的性质和强度等信息。感觉信息的编码机理有质量编码、强度编码、空间编码和时间编码等形式。

(1)质量编码 一种感受器通常只对某种特定的刺激能量最敏感，这种刺激被称为该感受器的适宜刺激。一般情况下，感受器只被其最适刺激兴奋，这就是所谓的质量编码。如一定波长的电磁波是视网膜感光细胞的适宜刺激。感受器并不只是对适宜刺激有反应，对一些非适宜刺激也可起反应，只是感觉阈要大得多。

(2)强度编码 刺激强度越大，被激活的感受器数量越多，每一个感受器产生的感受器电位也越大，导致传入神经产生的冲动频率也越高。

(3)空间编码 每一个传入神经元都有一个相应的感受野。感受野由所有能影响这一神经元活动的感受器所组成，每一个感受野通过一定的神经路径与大脑皮质的特定感觉区联系。不同神经元的感受野大小不一，之间互有重叠。这是感觉空间定位的基础，即空间编码。

(4)时间编码 长时间不变的刺激可导致感觉神经元放电频率的下降，即感受器适应。“久入兰芝之室不闻其香”就是这个道理。

4.皮肤的感觉功能　一般认为,皮肤感觉主要有:触压觉、冷觉和热觉、痛觉等。不同感觉的感受区在皮肤表面呈相互独立的点状分布。感受器分布密度越高,相应的感觉灵敏度越大。

(1)触压觉　触觉和压觉的性质是相似的,它们的感受器有多种结构类型,其适宜刺激都是机械刺激。感受器的分布密度以鼻、口唇和指尖为最高,相应的刺激阈也以鼻、口唇和指尖最低,而两点分辨阈值最小部位是指尖,其次按口唇、脚趾、足背等顺序升高。其原理是机械刺激引起触压觉感受器的神经末梢变形,导致压力激活型的 Na^+ 通道打开而大量内流,产生感受器电位,当感受器电位使神经膜去极化达阈电位时,就产生动作电位,传入大脑产生触压觉。

(2)冷觉和热觉　分别由两种不同的感受器兴奋引起。两种感受器可能都是游离的神经末梢,其适宜刺激分别是皮肤温度下降速率和上升速率,速率越大引起的冷觉或热觉越明显。感受器分布密度较触压觉感受器低。在 25～40℃之间,皮肤温度越高,热觉的阈值越低;反之,冷觉的阈值越低。

(3)痛觉　痛觉是伤害性刺激所产生的不愉快的感受,有生理学和心理学的特征,如害怕和悲哀也属于痛觉。痛觉提供躯体或内脏受到损伤的信号,是一种保护和警戒的信号。痛觉感受器主要分布在皮肤下层、血管、腹膜、黏膜下层,是游离的神经末梢。其适宜刺激是有损伤作用的因素,如物理因素的高温、低温、机械刺激(切、割、夹等)和电刺激等,化学因素的过酸、过碱,以及体内损伤组织合成的缓激肽、前列腺素等致痛物质和损伤细胞释放的 K^+、组织胺、ATP 等多种致痛物质。

内脏少有温度觉和触觉,痛觉感受器也不多,所以内脏痛的定位常不明确。内脏痛特别能引起不愉快的情绪反应,这可能是因为内脏痛的传入通路与引起恶心、呕吐及其他自主神经效应的通路之间有密切的联系。

5.眼的视觉功能　无脊椎动物有三种不同的视觉器官,涡虫的感受器称为眼杯,结构如图 12-67 所示,眼杯不能成像,只能检测光的强弱与方向,使涡虫避光而躲入暗处;节肢动物具有复眼,一般由几千个小眼构成,可形成重叠像;第三种是单透镜眼,如头足类乌贼。脊椎动物的眼也是单透镜眼,以下以人眼为例予以介绍。

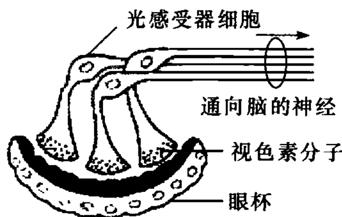


图 12-67　涡虫的光感受器

(1)视觉形成的物质基础　角膜、晶状体、房水和玻璃体共同构成了眼球的折光系统,其中角膜的折光能力占眼球总折光能力的 80%左右。视网膜的视部除了中央凹和视神经盘外,其他部位主要由四层细胞组成,自眼球壁外向内为:色素上皮层、视细胞层、双极细胞层和节细胞层(图 12-68)。

①色素上皮层　为单层色素细胞。色素细胞具有吸收光线保护视细胞免受强光刺激,参与视杆细胞更新,贮存维生素 A 并参与视紫红质形成的作用。

②视细胞层　紧贴色素上皮层,是感受光刺激的光感受器细胞,由眼杯内层神经上皮衍生而来。视细胞可分突起、胞体和终足三部分。根据突起的形态差异,视细胞又可分为视杆细胞和视锥细胞(图 12-68)。

视杆细胞细长,胞体向外侧伸出细长的突起,称视杆,相当于树突。视杆分内、外两节,外节是细胞的感光部分,由许多平行排列的膜盘组成(图 12-69);内节稍粗,内含大量线粒体、内质网等,是合成蛋白质和能量代谢最旺盛的部分。由胞体向内侧端发出的突起呈球状,称终足,相当于轴突,与双极细胞的树突和水平细胞形成突触。视杆细胞是感受弱光刺激的细胞,对色光不敏感。

视锥细胞与视杆细胞相似,所不同的是外侧突呈圆锥状,称视锥。视细胞的内侧突膨大如足,可与一个或多个双极细胞的树突以及水平细胞形成突触。视锥外节的膜盘(图 12-69)上嵌有能感受强光和不同色光的视色素——视紫蓝质。

人的一只眼球视网膜内约有 600 万～800 万个视锥细胞,12000 万个视杆细胞。视杆细胞和视锥细胞在视网膜上分布不同。在黄斑中央凹处只有视锥细胞,无视杆细胞。在中央凹的边缘开始有视杆细胞。再往外,视杆细胞逐渐增多,视锥细胞逐渐减少,辨色能力逐渐减弱。夜间活动的动物,如地松鼠、猫头鹰等,视网膜内只有视杆细胞。而只在白昼活动的动物,如爬行类、鸡等,只有视锥细胞。

③双极细胞层　是视细胞与节细胞之间的联络神经元,胞体两端各发出一个突起,外侧端为树突,与视细胞的终足形成突触;内侧端为轴突,与神经细胞形成突触。此外这层还有水平细胞,对调节视觉有重要作用。

④节细胞层　位于视网膜的最内层。节细胞为多极神经元,其树突与双极细胞的轴突等细胞联系,其轴突穿过巩膜筛板形成视神经。节细胞有两种:大的节细胞位于视网膜视部的周围,每个节细胞与多个双

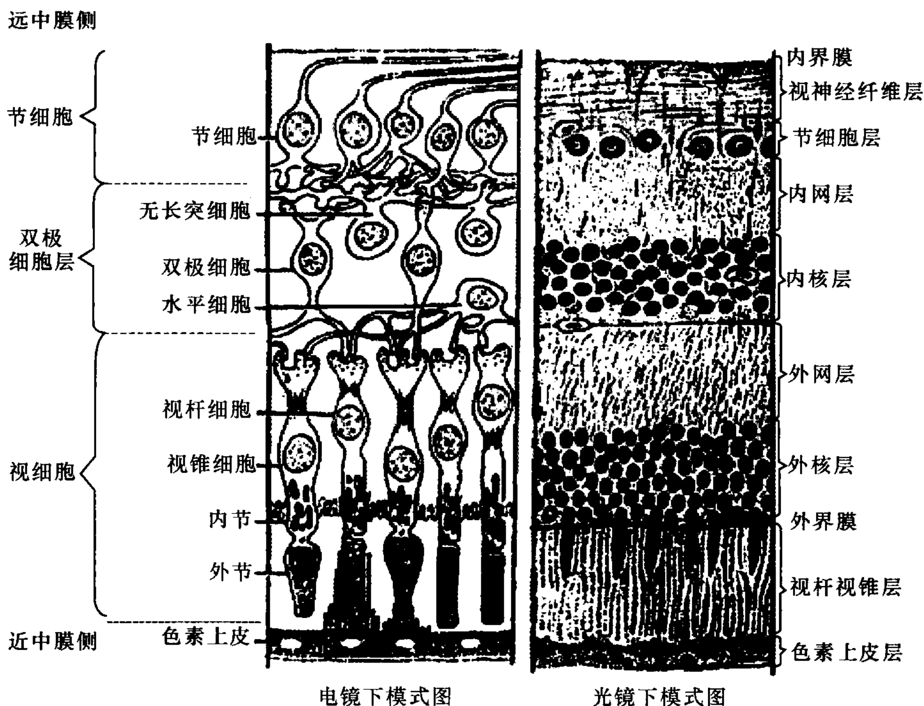


图 12-68 视网膜超微结构模式图

极神经元发生联系；小的节细胞集中在中央凹处，与视锥细胞形成一对一的突触联系(图 12-70)。由于这种单线联系，使中央凹成为视觉传导最敏锐、最精确的部位。

(2)视觉的化学及三原色学说 人眼所能感知的光波波段只限于 390nm～770nm 之间，长于或短于这一波长范围的光，如紫外光、红外光等都是人眼看不见的，这是因为只有在这一幅度以内的电磁波才能达到感光细胞，并为分布在细胞膜上的感光色素所吸收。动物的感光色素分为视紫红质和视紫蓝质两类。视紫红质是由一个视黄醛和一个视蛋白结合而成的，存在于视杆细胞的视盘膜上，提纯的视紫红质在溶液中对 500nm 波长的光线吸收能力最强；而视紫蓝质是由一个视黄醛和一个光视蛋白所组成，存在于视锥细胞中。

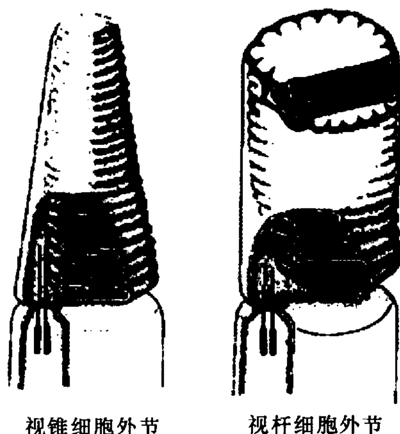


图 12-69 感光细胞外节超微结构模式图

植物的感光色素是叶绿素 a，吸收光能以后电子激发的结果产生氧化叶绿素 a。动物的感光色素是含蛋白质的分子，吸收光能以后电子激发的结果不是色素的氧化而是色素分子构象的改变，导致感光色素中的视黄醛与(光)视蛋白分离，而影响膜上 Na^+ 通道透性发生改变而产生感受器电位，并将信息传递给双极细胞。黑暗时，视黄醛与(光)视蛋白迅速重新合成感光色素，同时视黄醛也有一部分被分解，因此需要补充维生素 A，氧化形成视黄醛；否则，视紫红质的合成减少，人在弱光中的视力减弱，出现夜盲症。

在黑暗时，感光色素合成过程的速度快慢尤其是视紫红质合成增强，是影响暗适应所需要时间长短的重要因素。暗适应过程约需 25～30min，而明适应只需 1min。

正常人的视网膜可分辨约 150 种不同的颜色，但人和猿猴的视网膜中只有 3 种视锥细胞，各含有不同类型的视紫蓝质分子，它们对于不同波长的光有不同的反应。绿视锥细胞对绿光(535nm)最敏感，蓝视锥细胞对蓝光(440nm)最敏感，红视锥细胞对红光(565nm)最敏感。

“三原色学说”认为，两种以上的视锥细胞同时接受到光，就可产生出多种多样的混合色。例如，波长是

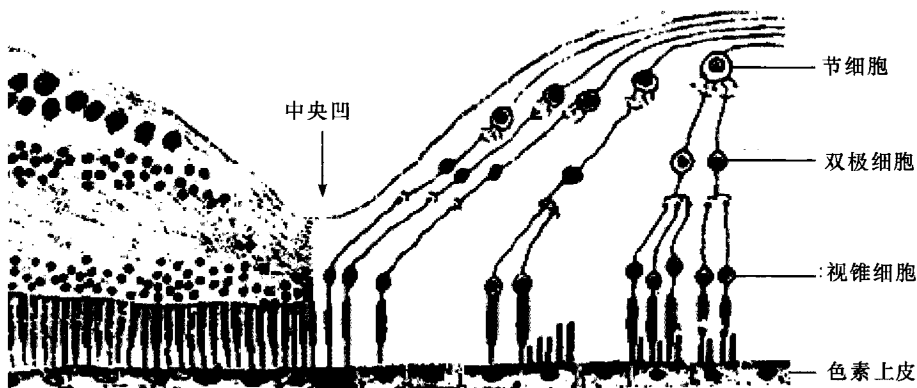


图 12-70　中央凹处神经元联系模式图

550nm 的光可同时刺激绿视锥细胞和红视锥细胞，脑对这些同时传入的信息的解释就是“黄色”。如果缺少了一种或两种视锥细胞，就会发生色盲。缺少红视锥细胞或缺少绿视锥细胞，就出现红一绿色盲。“三原色学说”也存在不能解释的颜色现象。

(3)视觉的形成过程　包括光的传导和电的传导两个阶段。

①光的传导和成像　光线通过眼球折光系统的折射，穿过透明的视网膜中不能感光的节细胞层和双极细胞层，到达具有感光能力的视细胞层并成实像，即：物体的光→角膜→虹膜的瞳孔→晶状体→玻璃体→视网膜，成倒立的实像。

②电化学反应和电的传导　物体实像的光引起视网膜上的视杆细胞和视锥细胞发生光化学反应，将光能转化为神经冲动，再沿与光线相反的方向传递给双极细胞、节细胞，并经视神经和中枢视觉通路传至大脑皮质产生视觉。

(4)眼的调节功能(图 12-71)

①对光强的调节　这有两种原因，一是通过虹膜调节瞳孔的大小，从而保证有适量的光强进入眼球；由于瞳孔缩小比舒张更迅速，所以从昏暗的室内走到阳光照耀的地方，能更快地适应。二是因为视网膜上有视杆和视锥细胞之故。视杆细胞对弱光敏感，光线较暗时仍能产生视觉；而视锥细胞对较强的光敏感，并能分辨颜色。从暗处突然走到亮处时，视杆细胞停止工作，视锥细胞开始感觉。在灯光下忽然熄灯，视锥细胞立即不再活动，改由视杆细胞接受刺激。

②对光折射的调节　眼球的折光系统由角膜、晶状体、玻璃体以及之间的房水共同构成，尤其是晶状体和角膜承担对射入的光进行适当的折射作用，保证在视网膜上形成一个实像。折光系统的折射率变化主要通过改变晶状体的曲度来实现。鸟类折光系统的折射率变化由角膜和晶状体双重调节。

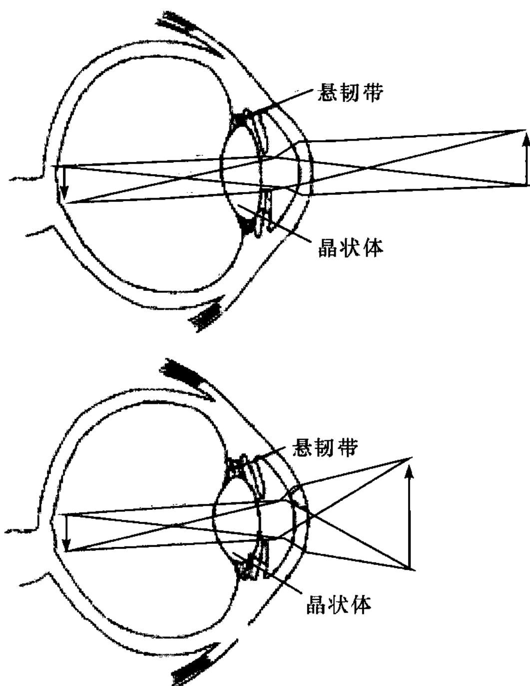


图 12-71　眼的调节

A. 距眼 6m 以上的远物，悬韧带牵引，晶状体较平

B. 距眼 6m 以内的近物，悬韧带松弛，晶状体凸出

观察远物时，入眼的光线近于平行，依靠角膜的折射和调节就能在视网膜上成像；观察近物时，主要靠晶状体改变曲度来调节。

以上是哺乳动物和人的眼球特点。鱼类和某些软体动物的眼不能改变折光系统的折射率，前者是通过调节晶状体在视轴方向上的移动，后者是通过调节眼球前后径长短来保证实像落在视网膜上。

（5）近视、远视和散光（图 12-72）

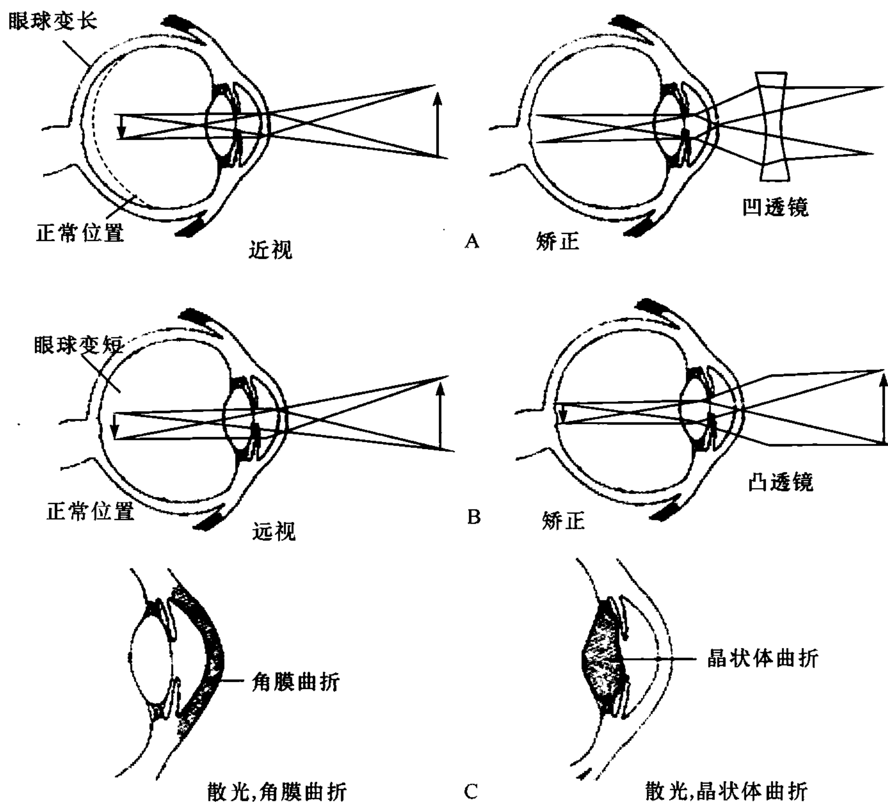


图 12-72　近视眼、远视眼和散光及其调节

①近视　多由于眼球的前后径过长，或角膜曲度太大，致使来自远处的光线聚焦在视网膜之前，而落在视网膜上的像不清晰。一般认为，近视眼是由于长时间看近物时或细小物体导致睫状肌持续紧张乃至萎缩所致，戴凹透镜可得矫正。

②远视　一般是由于眼球前后径过短，或角膜曲度过小，以致视像聚焦于视网膜的后方。可在眼球前方置一凸透镜增加折射率以矫正。

③散光　多由于角膜表面经线和纬线曲度不一致，亦可因晶状体曲度异常而造成来自不同平面的光线聚焦距离有差异，即不能都聚集在视网膜上，致使视物模糊歪曲。可用合适的圆柱形透镜矫正。

（6）双眼视觉和立体视觉　两眼视物时，虽然在双侧的视网膜上各成一像，但正常人主观感觉上只产生一个物体的感觉，这是因为物体同一部分的光线是在两侧视网膜的相称点上成像的。如果两眼视物时，用手轻推一侧眼球的外侧，就会出现复像。左右眼的成像并不完全一致，同一物体，右眼看到它的右侧面多一些，左眼看到它的左侧面多一些，即两眼有一定的视差存在，这就使得双眼视物可以产生立体感。物体表面的光线反射、阴影、物像大小以及个体经验等因素也有助于产生立体感。

6. 耳蜗的听觉功能　内耳位于鼓室的内侧（图 12-73），为复杂的弯曲管道，称迷路。迷路分为骨迷路和膜迷路。骨迷路是骨性隧道（图 12-74，75），又分为耳蜗、前庭及半规管。膜迷路为套在骨迷路内的膜性小管和小囊，包括前庭内的球囊和椭圆囊、耳蜗内的蜗管及骨性半规管内的膜性半规管所组成。骨迷路和膜迷路之间充满外淋巴，膜迷路的管腔内充满内淋巴。内、外淋巴互不相通。

（1）耳蜗及声音的传导途径　耳蜗位于前庭的前方，形似蜗牛壳，蜗顶朝前外方，蜗底朝后内方。耳蜗为一骨性蜗螺旋管，绕蜗轴旋转约两周半，蜗底起于前庭，蜗顶为一盲端。

耳蜗被螺旋板和前庭膜分隔成前庭阶、鼓室阶和蜗管三个腔（图 12-73，75）。蜗管是一个膜性的近似于三角形管道，内充满内淋巴，前庭阶与鼓阶在蜗顶处借蜗孔彼此相通，内充满外淋巴。

蜗管的膜螺旋板内表面有特化的上皮细胞形成的螺旋器(又称柯蒂氏器)(图 12-76),即听觉感受器,有几千个能感受声波刺激的感觉上皮细胞,称毛细胞。毛细胞的游离面有许多排列规则的纤毛,称听毛。在哺乳动物中,听毛的数目随动物进化的程度而增加,灵长类和人类听毛数目最多。

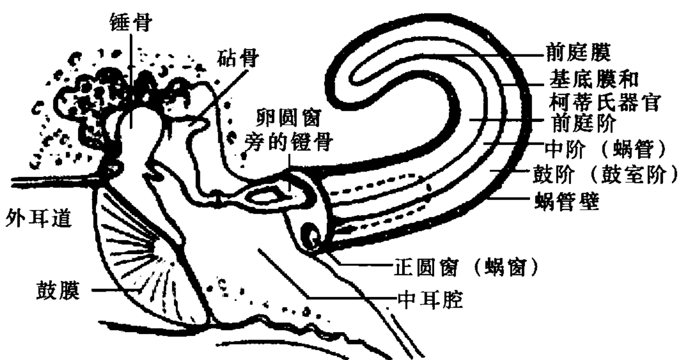


图 12-73 人的中耳与耳蜗的结构关系

声波的传导途径有空气传导和骨传导两个途径:

①空气传导 声波通过外耳道进入中耳,振动鼓膜,经听骨链传至前庭窗。声波经听骨链传导后,振幅变小而压强

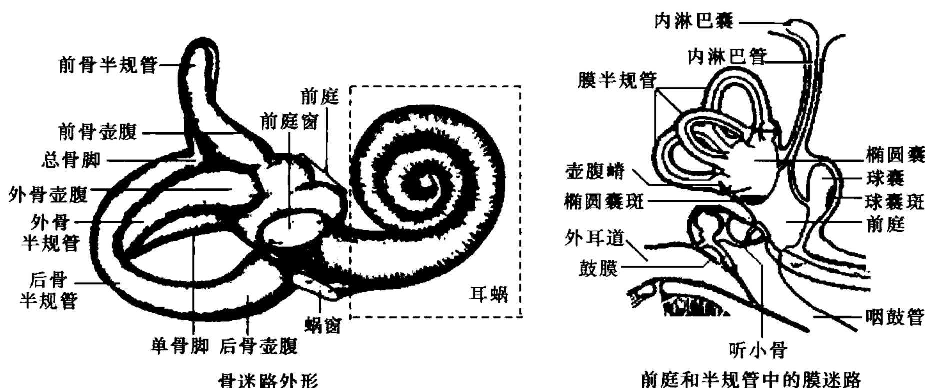


图 12-74 内耳的骨迷路和膜迷路

增大,引起前庭阶外淋巴波动,经蜗孔传至鼓室阶外淋巴,使前庭阶、蜗管、鼓室阶产生同步振动,从而引起内淋巴波动和基底膜振动。基底膜的振动引起柯蒂氏器上的听毛弯曲,使毛细胞受到刺激而产生感受器电位,并经其底部的突触联系引起螺旋神经末梢产生神经冲动,经蜗神经传入大脑听觉中枢,产生听觉。正常情况下,这是声波传导的主要途径。

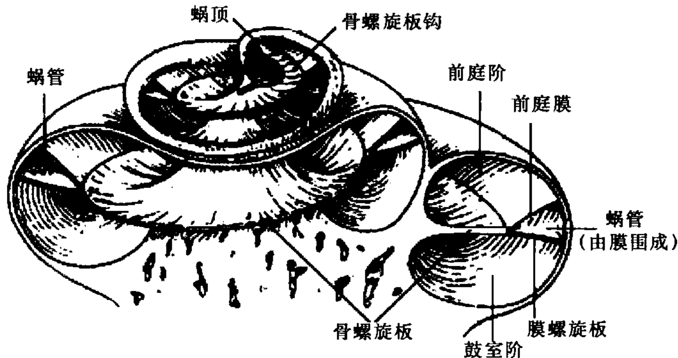


图 12-75 耳蜗垂切面示意图

如果听骨链发生障碍,鼓膜的振动可通过中耳鼓室内的空气振动,经蜗窗(第二鼓膜)传至鼓室阶的外淋巴,使基底膜振动,刺激毛细胞而感音(图 12-76),但听力会大大降低。

②骨传导 声波直接通过颅骨传至骨迷路,振动前庭阶和鼓室阶的外淋巴,再引起内淋巴波动而刺激毛细胞,引起神经冲动。

(2)耳蜗对声音的分析 耳蜗对声音的分析目前还没有确切的说法,现在有以下三个主要观点。

共振学说:认为基底膜的几万根纤维顺序排列具有一定的弹性和张力,像钢琴弦一样,不同部位的纤维能对不同频率的声音发生共振,从而诱发不同部位毛细胞的兴奋,并传入不同的中枢部位,产生不同的音调、响度和音色的听觉。

行波学说:认为音调决定于基底膜上被激活毛细胞的部位,响度决定于基底膜震动的幅度,音色决定于基底膜的行波模式。行波模式指卵圆窗膜震动引起外淋巴震动的频率、波及范围和最大振幅出现在基底膜

上的位置。

外毛细胞的主动调节作用：近年来发现，外毛细胞的纤毛含有肌蛋白，在声波刺激下，Ca^{2+}进入毛细胞与肌蛋白发生作用，引起收缩，改变纤毛的长度和韧性，以及纤毛与盖膜间碰撞的频率和力度，从而调节了听觉的敏感度。所以，毛细胞纤毛的弯曲不仅仅是被动地传递能量，也能对能量传递起主动调节作用。

(3)声波信息在听神经上的编码　听神经对声波信息的编码有两个原则：部位原则和频率原则。前者指不同声音频率引起基底膜上下震动的行波模式及最大幅度部位不同。后者指不同声音频率引起听神经放电频率不同。随着声波强度的增加，每一个听神经纤维的放电频率增加，被激活的听神经纤维数目也增多。

7. 前庭器官的位置觉　前庭器包括前庭和半规管两部分。

(1)前庭　含有膜性的1个椭圆囊和和1个球囊(图12-74)。在椭圆囊和球囊的壁上有局部黏膜增厚，分别称为椭圆囊斑和球囊斑，总称位觉斑。

位觉斑是位觉感受器，由结缔组织、上皮和位觉砂膜(耳石膜)组成。位觉砂膜覆盖在位觉斑上皮毛细胞表面，其表层含有碳酸钙和蛋白质组成的结晶体，称位觉砂(耳石)(图12-77)。位觉斑是头部位置变动或机体作直线变速运动的感受器。头部或身体位置的改变，都能使位觉砂膜移动，由此牵拉刺激毛细胞，使之产生感受器电位，继而启动传入神经产生神经冲动，并经前庭神经传至大脑中枢，产生位觉和变速感觉；另一方面向下通过脊髓，反射性地维持身体平衡。

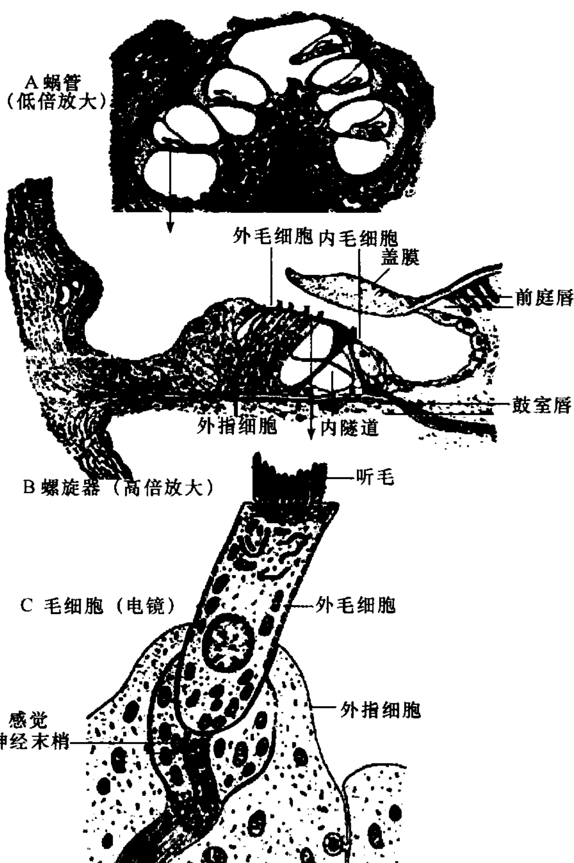


图12-76　蜗管及螺旋器的组织结构模式图

(2)半规管　位于前庭后方，是三个“C”形的互成直角排列的骨性小管，分别称为前、后和外骨半规管(图12-74)。在每个骨半规管内悬挂着膜半规管，其中的腔充满内淋巴，并以5孔与前庭腔相通；膜半规管在骨壶腹内表面有一向腔内突出的壶腹嵴(图12-74，78)。

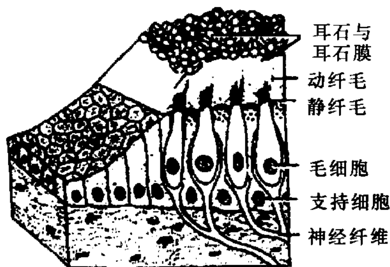


图12-77　位觉斑结构模式图

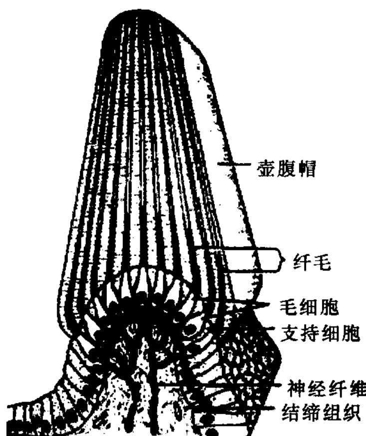


图12-78　壶腹嵴结构模式图

壶腹嵴的结构与位觉斑相似,但没有耳石,是旋转变速运动的感受器。当头部或身体作旋转变速运动时,相应的膜半规管的内淋巴流动方向和速度改变,作用于壶腹嵴而引起毛细胞兴奋而产生感受器电位,继而启动传入神经产生神经冲动,并经前庭神经传至脑,产生旋转的感觉。另外传至眼肌的运动神经核和脊髓,反射性地维持身体平衡。

8.鼻的嗅觉功能

(1)嗅觉感受器的分布、刺激及特性　脊椎动物的嗅觉感受器位于上鼻道及鼻中隔后上部的嗅上皮中。嗅上皮由嗅细胞和一些支持细胞组成。嗅细胞的游离端有6～8条短而细的纤毛,基底面与神经末梢接触。其适宜刺激是可挥发性的化合物分子。嗅觉有两个特性:①感觉适应性快,但不是嗅觉疲劳,因为改用其他气味仍能产生嗅觉;②感觉敏感而分辨性强,但不同动物的敏感性差异较大,狗的嗅觉敏感性胜过人很多。

(2)嗅觉感受机制的研究

①七种气味构型假说　人的鼻子可分辨上千种不同的气味。有实验证明,嗅觉的感受是基于分子的几何构型。两个同分异构体可以产生不同的气味,有相同气味的分子有相同的特异性构型。现在已经确定了七种有代表性的气味分子构型:樟脑样、麝香样、薄荷味、醚味、花式、辣和腐败味。如同视觉感受颜色的"三原色学说",任何气味分子的感觉都可以由上述的七种构型以合适的比例配成。

②嗅觉受体的发现　2004年诺贝尔医学奖获得者理查德·阿克塞尔和琳达·巴克发现,有一个包括约1000种基因组成的基因家族,能产生相当数量的嗅觉受体。每个嗅觉感受细胞只含有一种嗅觉受体,每种受体只被少量气味激活,一个嗅细胞对一种以上的气味敏感。每一种气味都刺激一个独特的受体组合。大脑皮质可以整合不同受体组合传递到中枢的信息,形成一个嗅觉模式。

9.口腔的味觉功能

(1)味觉感受器的分布、刺激及特性　味觉感受器是味蕾,分布在舌背面和舌缘的黏膜上,咽部黏膜的表面也有散在的味蕾。人舌部的味蕾平均有5235个,每一个味蕾由几个具有味毛的味感受器细胞和周围的支持细胞构成。味毛从味蕾的中孔伸出。传入神经末梢包围在味感受器细胞的周围,将味觉信息传入味中枢。味觉的适宜刺激是溶解于水中的分子,味觉也与嗅觉那样具有适应快、感觉敏感和分辨性强的特点。

(2)味觉的感受机制　人类的舌可以分辨出酸、甜、苦、咸4味,其他味都是由这4味组合而成。不同物质的味道与它们的分子结构有关,能够有效地刺激的味蕾类型和分布也有不同,舌根对苦味最敏感,舌尖品尝甜味最灵敏,酸味感受器多分布在舌的两侧,咸味则多在舌两侧的前部。

二、体液调节

体液调节是指体内某些化学物质(如激素、二氧化碳等)通过体液(如血浆、组织液、淋巴等)的传送对人和动物体的生理活动所进行的调节。体液调节的最主要方式就是激素调节。激素调节在细菌、原生动物、真菌、植物,尤其在高等动物中普遍存在。

(一)动物激素的特点和研究方法

与植物激素相比,动物激素有以下三个主要特点:种类多;特异性高;有专门的产生和分泌激素的器官(即内分泌腺)或分散的细胞(称内分泌细胞)。

研究腺体的作用的方法,对于外分泌腺和内分泌腺不同的。研究唾液腺、汗腺等外分泌腺的作用,可以直接从它们的分泌管中收集分泌物。而对于甲状腺等内分泌腺的作用只能采用间接的方法来进行,常用的方法和程序是:①将所研究的或怀疑有分泌激素功能的器官或组织切除,观察因此是否有特定的症状出现。②将另一动物的同一器官或组织移植到被切除这一器官或组织的动物体内,观察动物所出现的症状能否消失。如果症状消失,说明该器官或组织有内分泌功能。③从该器官或组织中分离出化学物质,注射到被切除这一器官或组织的动物体内。如果症状消失,即说明该化学物质就是激素。

(二)脊椎动物激素的分类

依据化学性质,可将脊椎动物激素分为两类(表12-19)。

1.含氮激素　人和哺乳动物体内大部分激素属于含氮激素,其中肽类激素和蛋白质类激素主要由脑和消化管等部位的内分泌细胞所分泌,而氨基酸衍生物激素主要由脑、肾上腺髓质、甲状腺等细胞所分泌。

2.脂类激素　包括类固醇激素和固醇类激素。前者数量不多,主要由肾上腺皮质和生殖腺等细胞所分泌。后者种类更少,由皮肤合成,或由肝、肾内分泌细胞所分泌,如胆钙化醇(维生素D_3)由皮肤合成。

（三）激素的主要生理作用

1. 调节蛋白质、糖类、脂肪和水、盐等物质的代谢，维持机体的内稳态。
2. 影响细胞的分裂与分化，使机体正常生长、发育、成熟与衰老。
3. 促进或抑制神经系统的发育和活动，与学习、记忆及各种行为密切相关。
4. 促进生殖器官的发育与成熟，调节生殖活动。
5. 调节能量代谢与转换。
6. 调节行为。

表 12-19 脊椎动物的主要激素及其来源

化学本质		激素名称	代号	主要来源
含氮激素	肽、蛋白质类激素	生长激素释放激素	GHRH	下丘脑
		生长抑制（生长激素释放抑制激素）	GHRIH（GIH）	下丘脑、中枢神经系统其他部位、胰岛 D 细胞、消化管
		促甲状腺激素释放激素	TRH	下丘脑、中枢神经系统其他部位
		催乳素释放因子	PRE	下丘脑
		催乳素释放抑制因子	RIF	下丘脑
		促肾上腺皮质激素释放激素	CRF	下丘脑
		促性腺激素释放激素	GnRH	下丘脑、中枢神经系统其他部位
		抗利尿激素	ADH（AVP）	下丘脑合成、神经垂体释放
		催产素	OXT	下丘脑、神经垂体
		生长激素	GH	腺垂体
		催乳素	PRL	腺垂体
		促卵泡激素（卵泡刺激素）	FSH	腺垂体
		黄体生成素	LH	腺垂体
		促甲状腺激素	TSH	腺垂体
		促肾上腺皮质激素	ACTH	腺垂体
		促黑色素细胞激素	MSH	腺垂体
		降钙素	CT	甲状腺 C 细胞
		甲状旁腺素	PTH	甲状旁腺
		胰高血糖素		胰岛 A 细胞
		胰岛素		胰岛 B 细胞
	氨基酸衍生物	去甲肾上腺素	NE（NA）	神经系统、肾上腺髓质
		肾上腺素	E（A）	肾上腺髓质
		甲状腺激素	T_4	甲状腺
		三碘甲腺原氨酸	T_3	甲状腺

续 表

化学本质	激 素 名 称	代 号	主 要 来 源
类固醇激素	糖皮质激素		肾上腺皮质
	醛固酮		肾上腺皮质
	睾酮	T	睾丸间质细胞及胎盘
	雌二醇	E_2	男的睾丸,女的卵泡、黄体、胎盘
	孕酮	P	黄体细胞、胎盘

(四)激素的作用特点

1.激素与靶细胞受体之间的特异性　有些种类的激素与靶细胞受体之间有高度的专一性,对其他细胞没有作用,如促甲状腺激素只能对甲状腺起作用。有些种类的激素专一性不强,对多种类型的靶细胞都有作用,如甲状腺激素对机体的多种细胞发挥作用。

2.信号放大　血液中的激素浓度很低,一般为 $10^{-9}\sim10^{-12}$ mol/L。但激素与靶细胞受体结合后会引起级联反应,保证了很少的激素分子能产生很大的生理变化。因此,激素只能直接或间接地加速或抑制体内原有的代谢过程,不能发动细胞内本不存在的新的代谢过程。

3.反馈调节　机体内、外环境的变化通过感受器影响机体的生理功能,直接或间接作用于内分泌腺(细胞),引起激素的释放,从而使相应的组织器官产生适宜的生理反应。而机体的生理反应和后级激素的释放,又都会反馈调节于前级内分泌细胞的活动,以调控激素的释放(图 12-79)。使激素释放增强的反馈调节称为正反馈,使激素释放减弱的反馈调节称为负反馈。负反馈是调节激素释放的主要形式,如甲状腺素的负反馈调节(详见后面的“甲状腺素”)。

4.多功能效应　大多数激素对其靶细胞具有多种作用,如胰岛素,既可刺激骨骼肌的葡萄糖吸收、糖酵解、糖原合成和抑制糖原分解,还可刺激骨骼肌的氨基酸吸收、蛋白质合成和抑制蛋白质降解等。

5.激素间的协同与拮抗　激素与激素之间往往对某一效应有协同或拮抗的作用。如生长激素与甲状腺激素对动物的生长发育有协同的作用。生长激素、胰高血糖素和糖皮质激素都具有提高血糖浓度的作用;而胰岛素却与之拮抗,降低血糖。

6.激素的失活　激素与靶细胞结合产生机能影响以后,激素分子就失去了活性。未与靶细胞结合的激素分子虽经过血液循环仍具有活性,仍然能对靶细胞产生效应。但当激素分子随血流流经肝及肾时,被一系列酶转化为活性很低的分子甚至无活性的物质,并随尿液排出体外。这也是一种调节血液激素浓度的一种必要方式。

(五)激素的作用机制

在血液中,激素大部分与血浆蛋白结合,小部分游离于血浆之中,并可相互转化而达到平衡。在细胞内环境中的激素,靠结构上的特异性与靶细胞上的受体以弱键结合,从而激活了受体,受体再激活或抑制相耦联的酶系,引起靶细胞产生生理效应。接受激素的受体处于不断合成与降解的动态平衡之中,受多种因素的影响。某一激素与受体结合时,可使该受体或另一种受体的数量发生增减,也可能使受体与激素结合的能力发生变化。

1.受体在靶细胞内部的激素　如肾上腺皮质激素、雄性激素和雌性激素等脂类激素,以及甲状腺激素等,这一类激素都是分子较小的,都能直接通过细胞膜而进入细胞。

它们的受体都是位于细胞质或细胞核中的蛋白质。近来的研究表明,糖皮质激素和盐皮质激素的受体是位于细胞质中的,而雌性激素、孕酮的受体在核内,其他目前不能肯定。

这类激素在细胞内与相应的受体结合后,一同作用于核内的遗传物质,而引起某些基因的活化,并转录出一些特异的 mRNA,从而发生特异蛋白质的合成,如图 12-80。这一过程大多能引起组织分化和发育。

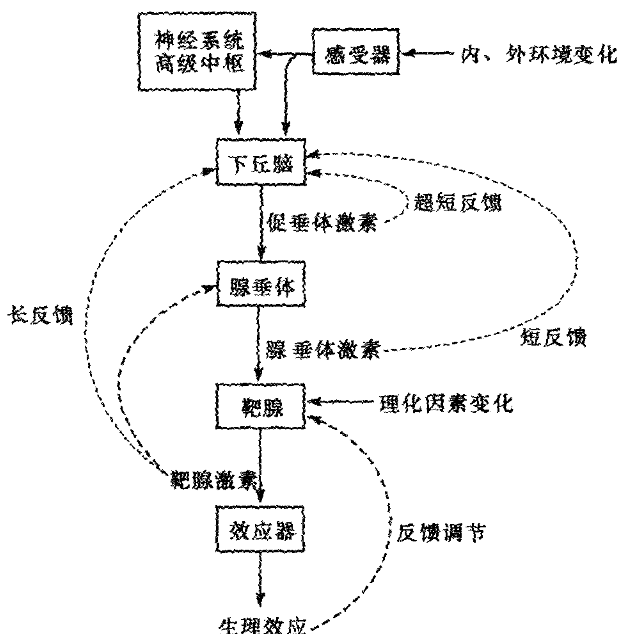


图 12-79　反馈调节激素释放模式图

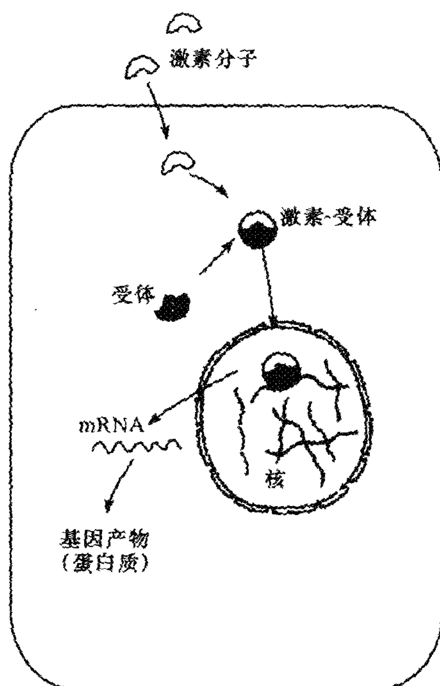


图 12-80　固醇类激素的作用机制图解

2、受体在靶细胞膜表面的激素　水溶性激素都属于这一类，包括多肽、蛋白质类的激素以及小分子的肾上腺素等。这类激素不能进入细胞内，而只能与靶细胞膜表面上的特异性受体结合，使细胞膜内表面产生 cAMP，由 cAMP 作为第二信使再引起细胞内一系列反应而实现激素(第一信使)的作用。这一过程很复杂，以肾上腺素提高血糖含量的过程为例来说明，具体见图 12-81。作为第二信使的还有 cGMP、Ca^{2+}、三磷酸肌醇、二酰甘油等。

(六)激素到达靶细胞的途径

具有内分泌、旁分泌、腔分泌和神经分泌等四种途径。

1. 远距离分泌的运输　大多数激素如胰岛素、胰高血糖素、甲状腺素等，通过血液较长距离地运输到靶细胞发挥作用。

2. 旁分泌的运输　某些激素如胰岛 D 细胞分泌的生长抑素不经血液运输，仅由组织液扩散而作用于邻近的胰岛 β 细胞发挥抑制作用。

3. 自分泌的运输　某些内分泌细胞所分泌的激素在局部扩散，又返回作用于该内分泌细胞本身。

4. 神经分泌的运输　神经元细胞体合成，从神经末梢释放到邻近细胞发挥作用。

(七)脊椎动物的主要激素的生理作用

1. 甲状腺激素　甲状腺激素包括四碘甲腺原氨酸(T_4)(约占 4/5)和三碘甲腺原氨酸(T_3)，其中 T_3 的效能要高很多；其合成的主要原料是酪氨酸与碘，前者来自甲状腺球蛋白，后者来自食物。

(1)甲状腺激素的生理作用　集中体现在调节发育与代谢上。

①促进能量代谢　甲状腺激素具有很强的促进能量代谢和物质代谢的功能。对于大多数组织，甲状腺激素能有效地促进有关酶合成的增加和活性的提高，加速组织细胞内糖和脂肪的氧化分解过程，增加耗氧量和产热量(即生热作用)，尤其以心、肾和骨骼肌最显著。所以，甲亢患者的基础代谢率增高，体温偏高，喜凉怕热，极易出汗。相反，甲状腺功能低下时，基础代谢率降低，产热量减少，患者体温偏低，喜热畏寒。

②对三大物质代谢的作用

糖代谢：能促进葡萄糖的吸收、肝糖原分解和糖异生，促进各组织对葡萄糖的氧化分解而产生热量。大剂量甲状腺激素能促进肾上腺素、皮质醇、胰高血糖素和生长激素的生糖作用。

脂类代谢：能促进胆固醇的合成，但更能加速肝脏对胆固醇的降解，因此，甲亢时血胆固醇低。同时能

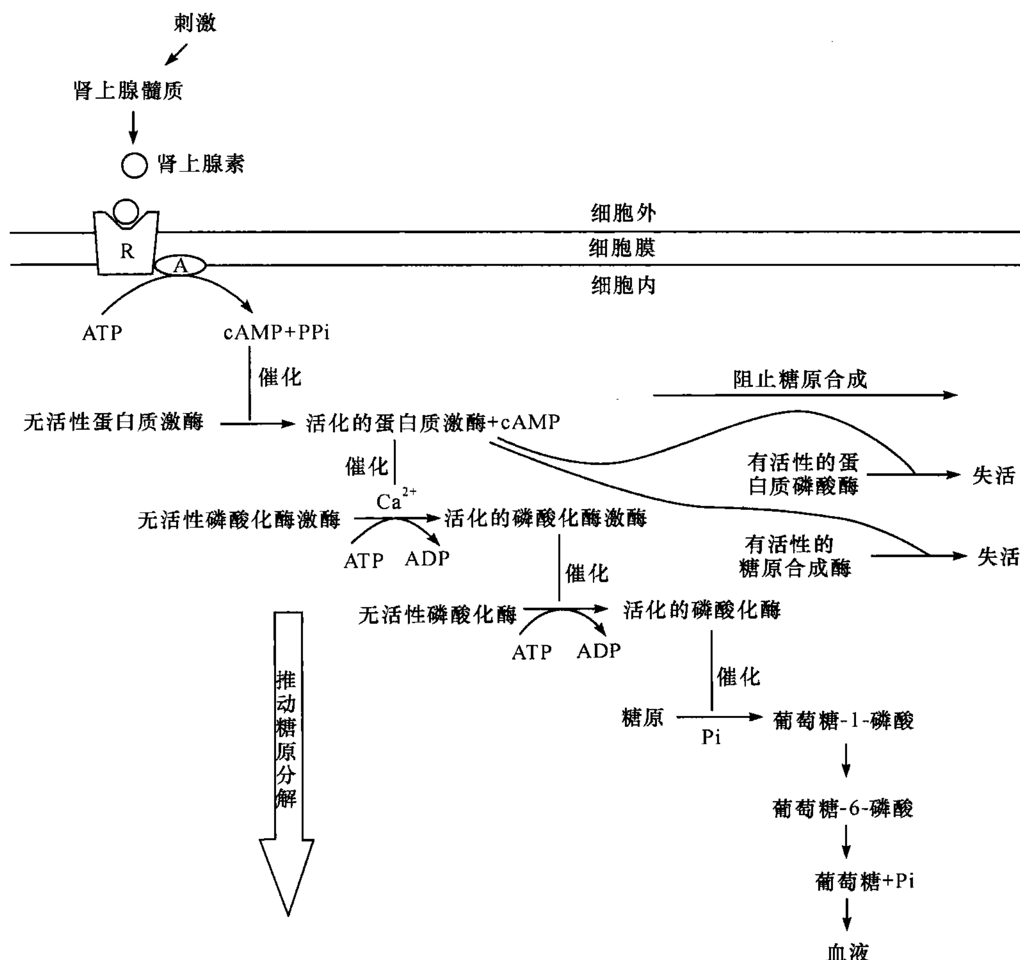


图 12-81　肾上腺素提高血糖含量的过程图解

（R 为受体；A 为腺苷酸环化酶。在肾上腺素与受体结合后，经过一系列复杂的过程才被激活）

促进脂肪酸的氧化分解，增强胰高血糖素对脂肪的分解作用。

蛋白质代谢：通过促进 mRNA 形成，加速肌肉、肝、肾等组织器官的蛋白质及各种酶的生成，呈正氮平衡；当甲状腺激素不足时，蛋白质合成减少，但黏蛋白增多，引起特征性的黏液性水肿。甲亢时，蛋白质分解加快，呈负氮平衡，肌肉蛋白质大量分解而出现消瘦无力。

③对生长发育的影响　对哺乳动物长骨的生长与发育、神经元树突和轴突的形成、髓鞘与胶质细胞的生长，以及神经系统机能的发生与发展和脑血液供应等都有重要的促进作用。出生 4 个月内的婴儿，如果甲状腺机能低下，会导致智力迟钝，长骨生长停滞而体矮，称为呆小症。

④提高中枢神经系统的兴奋性　甲亢病人注意力不集中，易激动、肌震颤等。甲状腺机能低下时，可出现黏液性水肿，记忆力衰退，言行迟缓，淡漠无情，嗜睡。

⑤加强或调节性激素等其他激素的作用。

（2）甲状腺机能的调节

①促甲状腺激素的作用　促甲状腺激素（TSH）是由腺垂体分泌调节甲状腺机能最为重要的激素。TSH 的作用表现在：促使甲状腺球蛋白的水解和释放甲状腺激素；促使碘泵活力加强，从而加强摄取和浓缩 I^- 的活动；促进甲状腺激素合成；促进甲状腺上皮细胞增生，腺体增大。

②下丘脑对腺垂体的调节　下丘脑分泌促甲状腺释放激素（TRH），促进 TSH 的合成与释放。环境因素通过 TRH 神经元与腺垂体建立关系，如寒冷，一方面可与下丘脑体温调节中枢联系，同时也可通过下丘

脑神经元分泌 TRH,进而使 TSH 释放增加。所以 TRH 调节 TSH 的水平以适应环境变化。

③神经调节　神经系统不仅通过下丘脑调节甲状腺激素的分泌,还通过交感神经和副交感神经直接支配甲状腺泡来施加影响,前者能促进甲状腺素的合成,后者有抑制分泌的作用。

④反馈调节　甲状腺激素游离型浓度增高时,腺垂体会产生抑制蛋白,降低促甲状腺激素细胞对 TRH 的反应性,结果使 TSH 合成与释放都减少。TSH 的合成与释放,主要受 TRH 与血中甲状腺激素反馈抑制的双重影响。甲状腺激素的负反馈调节是决定 TSH 的分泌水平和维持日常甲状腺激素水平稳定的主导因素。当食物中缺碘或甲状腺摄碘不足时,甲状腺激素合成、释放减少,对腺垂体的负反馈作用减弱,以致 TRH 能充分发挥促进 TSH 分泌的作用,使甲状腺增生,形成甲状腺肿,这称为单纯性甲状腺肿或称为地方性甲状腺肿。

2.降钙素　降钙素(CT)主要由甲状腺泡旁细胞(或称"C"细胞)分泌。主要功能是促进成骨细胞的活动,使钙盐沉着于骨质内,还可减少破骨细胞的数量并抑制其活动,从而使血钙降低。CT 还抑制肾脏对钙、磷等的重吸收。因此,降钙素与甲状旁腺素有共同维持钙稳态的作用。

3.甲状旁腺激素(PTH)　主要是促进骨细胞和成骨细胞附近骨盐溶解,增强破骨细胞的活动以溶解骨组织,使钙、磷入血;促进肠和肾的远曲小管对钙的吸收,使血钙升高。它与降钙素共同作用,维持血钙的稳定。血钙浓度是 PTH 分泌调节的主要因素,血钙稍下降,几分钟内 PTH 就迅速增加。

4.胰岛素　胰岛素和胰高血糖素共同维持血糖平衡。胰岛素是胰岛 β 细胞合成的,由 51 个氨基酸缩合而成的 A、B 两条肽链。

(1)胰岛素的生理作用　促进合成,储存营养,降低血糖浓度。具体作用有:

糖代谢:提高各种细胞,特别是肌细胞和脂肪细胞氧化葡萄糖的能力;加强全身组织摄取葡萄糖并转化成糖原(尤其是在肝脏和骨骼肌)或脂肪的能力;抑制糖异生。

脂肪代谢:促进肝脏合成脂肪酸,然后转移到脂肪细胞储存。促进脂肪细胞摄取葡萄糖并转化为脂肪,抑制脂解酶的活性。胰岛素缺乏时,血糖血脂升高,引起动脉硬化,导致糖尿病等血管疾病。

蛋白质的代谢:促进氨基酸主动运转;加速转录和翻译;抑制蛋白质分解;抑制糖异生,使葡萄糖转变为氨基酸用于合成蛋白质,因而促进机体生长。

(2)糖尿病:糖尿病患者表现为"三多一少"综合征(多饮、多尿、多食,体重减少)。糖尿病有两种类型:

I 型糖尿病又称青年发病型糖尿病,患者体内的胰岛 β 细胞彻底损坏而不能产生胰岛素,通常在 35 岁以前发病,是一种遗传的胰岛素依赖型疾病,终生靠胰岛素治疗。

II 型糖尿病是非胰岛素依赖型的,其病因与遗传有关,也与饮食失调、化学药物、肥胖、缺少运动等引起内分泌失调,胰岛素受体损坏等有关。可用胰岛素、甲磺丁脲治疗,节制饮食、加强体育锻炼有利糖尿病患者的康复。

(3)胰岛素分泌的调节

①血糖浓度的变化　是调节胰岛素分泌的最重要因素,葡萄糖与胰岛 β 细胞膜受体结合后或其他机制,导致 β 细胞迅速分泌胰岛素,血糖浓度持续偏高还促进 β 细胞大量合成胰岛素并分泌,甚至促进 β 细胞的增殖。

②氨基酸的促进作用　许多种氨基酸能刺激胰岛素少量分泌。

③激素的调节　生长激素、皮质醇、甲状腺素和胰高血糖素可通过升高血糖浓度而间接刺激胰岛素分泌,胰高血糖素和胃肠激素也可直接刺激 β 细胞促进分泌。

④神经的调节　胰岛 β 细胞接受迷走神经和交感神经的双重控制。迷走神经兴奋既可直接,也可通过刺激胃肠激素释放而间接促进胰岛素分泌,交感神经兴奋时可直接抑制胰岛素分泌。

5.胰高血糖素　胰高血糖素是在胰岛 α 细胞合成的,含有 29 个氨基酸残基的多肽物质。

(1)胰高血糖素的作用　胰高血糖素的靶器官主要是肝脏。

①强烈地促进肝糖原分解,增进糖的异生,导致血糖升高。

②促进脂肪分解和脂肪酸氧化,酮体生成增多,并经糖异生作用转化为葡萄糖等。

③促进氨基酸进入肝细胞并异生成葡萄糖。

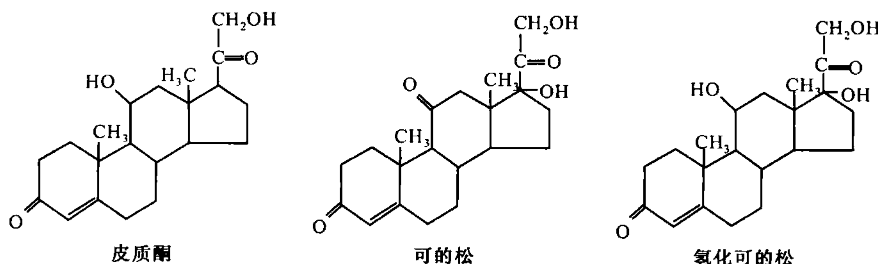
(2)胰高血糖素分泌的调节　因素很多,最重要的因素是血糖浓度。血糖浓度降低时,胰高血糖素的分泌增加;反之,分泌减少。氨基酸能促进胰高血糖素的分泌。胰岛素可以通过降低血糖间接刺激胰高血糖

素的分泌，但β细胞分泌的胰岛素和D细胞分泌的生长抑素可作用于近邻的α细胞，抑制其分泌。此外，迷走神经和交感神经能抑制和促进胰岛α细胞分泌胰高血糖素。

6. 肾上腺皮质激素　肾上腺皮质激素包括盐皮质激素、糖皮质激素和雌雄性激素（正常情况下这两性激素不重要），这些激素分别由肾上腺皮质的3层细胞所分泌，是维持生命所必需的。

(1)糖皮质激素　糖皮质激素中以皮质醇、皮质酮、氢化可的松和可的松最为重要，以皮质醇的含量最多。糖皮质激素的生理作用主要有：

对物质代谢的作用：①促进肝外组织蛋白质分解，抑制其合成。糖皮质激素过多会导致消瘦、皮肤变薄和生长停滞等。②促进糖异生，抑制葡萄糖的利用。促进肝脏将氨基酸转化为肝糖原；抑制胰岛素与其受体结合，使血糖升高（这点效应与胰高血糖素相同）。③促进四肢的脂肪分解，而增强面部、肩背和腹部脂肪的合成。因此，糖皮质激素过多时，形成向中（指中轴）性肥胖。④对水盐代谢有保钠排钾的作用，但比醛固酮的作用弱得多。



皮质酮　　可的松　　氢化可的松

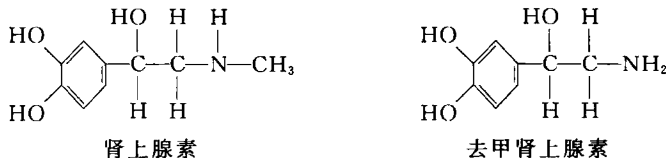
对各器官系统的作用：①使血液中的红细胞、血小板和中性粒细胞数量增加，淋巴细胞和嗜酸粒细胞数量减少。②使血管保持一定紧张性。③对神经系统有一定兴奋作用。④促进胃酸、胃蛋白酶分泌（在作为药物使用时，可诱发或加剧溃疡病）。可见，糖皮质激素有解除身体紧张状态，使非特异性性免疫功能增加而特异性免疫功能下降。

在应激中的作用：机体在有害性刺激作用下，引起促肾上腺皮质激素（ACTH）分泌增加，导致糖皮质激素分泌增加，并产生一系列非特异性的适应性反应，称为应激。因此，糖皮质激素能增强机体的应激能力。

肾上腺皮质激素、糖皮质激素和盐皮质激素缺乏，引起阿狄森氏症，表现为皮肤变黑，呈青铜色，身体虚弱，易疲劳。

(2)盐皮质激素　盐皮质激素中以醛固酮最重要，其主要功能是显著调节水盐代谢，维持体液和电解质的动态平衡。例如，醛固酮有促进肾的远曲小管和集合小管保水保钠排钾的作用。

7. 肾上腺髓质激素　肾上腺髓质与交感神经节相当，受交感神经节前纤维支配，分泌和释放肾上腺素（E或Adr）与去甲肾上腺素（NE），有动员应急反应的作用。



肾上腺素　　去甲肾上腺素

肾上腺素能促进肝糖原及脂肪分解，使血糖和游离脂肪酸增加，葡萄糖和脂肪酸氧化增加，以适应在应急情况下对能量的需求。髓质激素的生理作用与交感神经系统密切联系，构成交感—肾上腺髓质系统，使机体能产生“应急反应”。在紧急状态下，如突然房间失火，人们常能搬动平时不能搬动的重物，这就是交感—肾上腺髓质系统（主要是交感神经系统）通过神经、呼吸、循环、运动等系统及物质代谢（主要是骨骼肌的产能代谢）等多方面起的作用。可以认为，肾上腺髓质激素的作用在于动员全身一切潜力应付紧急状态。

但是，去除肾上腺髓质，动物仍能生活，这是由于交感神经系统具有类似于肾上腺髓质的功能，也能分泌肾上腺素和去甲肾上腺素；如果去除肾上腺皮质，动物就会死去。

8. 生长激素　生长（激）素（hGH）的结构和特性有很大的物种特异性，只有灵长类的生长激素对人有生理效应。人的生长素由191个氨基酸缩合而成，结构与催乳素相近，因而有弱催乳素的作用。

(1)促进生长作用　能刺激骺软骨和肌肉生长，使骨增长。在幼年时期生长激素分泌不足，可导致侏儒症；分泌过多，则身体生长过度，尤其是四肢的长骨更甚，称巨人症；在成年人分泌过多，对短骨生长作用显

著，因而出现肢端肥大症。

(2)调节蛋白质、脂类和糖类的代谢　促进转录和翻译，减少蛋白质分解；促进脂肪水解（尤其是四肢），脂肪酸进入肝被氧化产能，同时抑制葡萄糖的消耗而血糖浓度上升。

生长激素的分泌受下丘脑分泌的生长激素释放激素与生长抑素的双重调节和负反馈调节。睡眠、体育运动、性激素、甲状腺激素及应激状态都能促进生长激素的分泌。

9. 催乳素　催乳素(PRL)促进乳腺发育生长；引起并维持泌乳；促进性腺的发育和性激素的合成；参加应急反应。催乳素、促肾上腺皮质激素和生长激素可能是在应急状态时腺垂体分泌的三大激素。

催乳素与雌激素和孕酮之间有共同的受体，当血液中后两种激素浓度高时，不泌乳；当血液中后两种激素浓度低时，催乳素才发挥作用，引起泌乳。所以，妊娠时不泌乳而分娩后才泌乳。

10. 升压素与催产素　升压素与催产素都是由下丘脑产生，通过下丘脑一垂体束轴浆运输到神经垂体贮存，而后释放的。神经垂体没有腺细胞。

(1)升压素的生理作用　升压素（抗利尿素，ADH）能增加肾集合管的水通道，增强髓袢升支对 Na^+ 和 Cl^- 的主动吸收，从而促进水的重吸收；在失血状态下，升压素对血液有一定的升压作用。

(2)催产素的生理作用　催产素(OXT)使乳腺泡周围肌上皮细胞收缩，将乳汁挤入腺导管并向外喷射；促进子宫收缩，尤其在妊娠期效果更明显。雌激素能增加子宫对催产素的敏感性，孕激素的作用相反。分娩过程中，子宫颈和阴道受压迫和牵拉，可反射性地引起催产素释放。吸吮乳头，也能反射性地释放催产素，引起乳汁喷射，即所谓射乳反射，并可在此基础上形成条件反射。

11. 下丘脑分泌的激素　下丘脑的许多神经元具有典型的神经细胞的功能，同时也具有内分泌细胞的功能。下丘脑可以看做神经系统与内分泌系统之间功能联系的重要枢纽，并且下丘脑分泌的各因子能促进或抑制其他有关激素的分泌。

(1)下丘脑"促垂体区"　分泌肽类激素（调节肽）调节腺垂体的活动。目前明确的有 9 种，其中 TRH（促甲状腺素的释放激素）、GnRH（黄体生成素和卵泡刺激素的释放激素）、GHRIH（生长激素等腺垂体激素的抑制激素）、GHRH（促进生长激素分泌）、CRH（刺激 ACTH 分泌）五种结构已经清楚，其余 PRF（刺激催乳素分泌）、PIF（抑制催乳素释放）、MRF（刺激促黑色激素分泌）、MIF（抑制促黑激素分泌）四种结构尚不清楚（称因子）。下丘脑与腺垂体间存在垂体门脉系统，两端毛细血管分别与下丘脑促垂体区的神经元以及腺垂体分泌细胞相联系，因此，下丘脑促垂体区分泌的调节肽具有影响垂体分泌细胞的功能。门脉系统中血流还可以从腺垂体流向下丘脑，故腺垂体激素也能作用于下丘脑。

(2)视上核、室旁核肽能神经元　都能分泌升压素和催产素。其中，升压素主要由视上核分泌，催产素主要由室旁核分泌。分泌的激素经下丘脑一垂体束轴浆运输，到达神经垂体贮存。

12. 其他内分泌激素　前列腺素(PG)为 20 碳组成的不饱和脂肪酸，全身各组织细胞均可产生，各类 PG 对不同组织、细胞的作用有很大差异。例如，PGE 能使支气管平滑肌舒张，而 PGF 使之收缩。

松果体激素主要为褪黑激素，可能通过抑制腺垂体分泌 FSH 和 LH，而抑制性腺活动。松果体的活动呈现明显的昼夜性节律。"脑白金"的主要作用成分为褪黑激素，有利于睡眠。胸腺素由胸腺分泌，胸腺在儿童期活跃，20 岁开始退化，45 岁以后萎缩。胸腺素能使淋巴系干细胞转化为 T 淋巴细胞，参与机体细胞免疫。

脊椎动物主要激素与三大物质代谢的关系归纳为表 12-20。

表 12-20　脊椎动物主要激素与三大物质代谢的关系

激素	蛋白质	脂肪	血脂酸	肝糖原	血糖	细胞吸收和氧化葡萄糖、脂肪酸	糖异生
胰岛素	合成	合成	降低	合成	降低	增加	抑制
甲状腺激素	合成			分解		增加	间接促进
胰高血糖素		分解		分解	升高		促进
糖皮质激素	分解	四肢分解而躯干和颈部合成		氨基酸异生肝糖原	升高	抑制	促进
肾上腺素		分解	升高	分解	升高	增加	
生长激素	合成	分解			升高	促进脂肪酸氧化、抑制葡萄糖氧化	

（八）其他化学物质的调节

体液中的O_2、CO_2、pH值、血糖浓度、渗透压、K^+浓度、Na^+浓度等都有调节相关生命活动的作用。O_2、CO_2、pH值的高低能通过神经系统调节呼吸运动的快慢，见“呼吸”一节的“呼吸运动的反射性调节”。血糖浓度高低能调节胰岛素和胰高血糖素等的分泌。内环境的渗透压、K^+浓度、Na^+浓度影响抗利尿激素、醛固酮等的分泌，等等。

（九）无脊椎动物的激素

激素在无脊椎动物中的存在可能是很普遍的，甚至在低等的无脊椎动物中，如原生动物、腔肠动物和扁形动物中都有激素活动的迹象。无脊椎动物的激素种类有很多，甚至还有一些种类是与脊椎动物相同的，如某些原生动物、蚯蚓、果蝇产生的胰岛素，飞蝗产生的抗利尿因子等。无脊椎动物的激素大多是由神经系统分泌的。在无脊椎动物中，研究最多的是昆虫的激素。

昆虫的激素有内激素和外激素之分。昆虫的内激素就是昆虫自身体内产生的对自身生命活动有高效调节作用的有机物质；外激素就是昆虫体表的外分泌腺分泌的、排到体外的一类挥发性的化学物质，对同物种的其他个体的生理和行为等生命活动有重要的调节作用。由于外激素是在同种生物个体之间起作用的，所以又把外激素称为信息激素。

1. 昆虫的内激素　昆虫的内激素有多种类型，但最主要的是脑激素、蜕皮激素和保幼激素，此外还有利尿激素、抗利尿激素、促心搏因子、激脂激素、高血糖激素和羽化激素等。

（1）脑激素（又称为促前胸腺激素）　昆虫的脑中有能分泌脑激素的神经元，叫脑神经分泌细胞，这些细胞能分泌脑激素贮存于脑延伸而成的一对心侧体中（图12-82）。心侧体将脑激素分泌进入体液，通过体液传送到前胸腺（一对），使之分泌蜕皮激素。

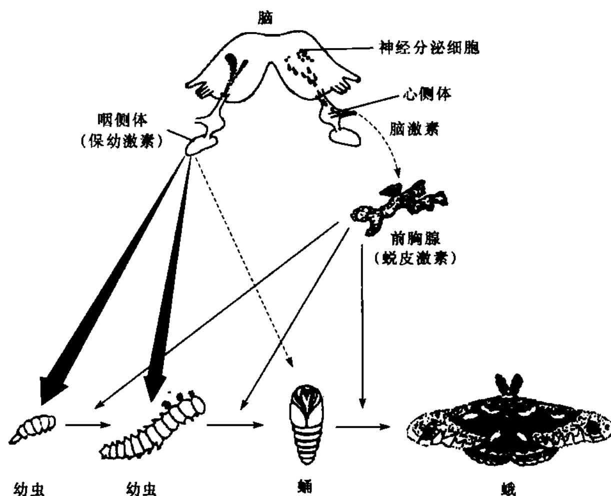


图12-82　昆虫变态发育的激素调节

幼年沙蚕的脑神经分泌细胞还能分泌抑制性发育的激素、促进再生的激素等其他激素。

（2）蜕皮激素　蜕皮激素由前胸腺分泌，是固醇类化合物。它对昆虫的生长和发育都有调节作用，尤其能促成幼虫蜕皮。但蜕皮激素在体内含量的变化有一定的规律：当体内的蜕皮激素含量增加到一定的水平就会引起蜕皮；蜕皮后蜕皮激素含量很低，而后又慢慢上升再引起蜕皮，如图12-83。

（3）保幼激素　保幼激素由咽侧体（结构上与脑相连）分泌，最主要的作用就是保持幼虫性状而抑制成虫性状的出现。刚孵化的幼虫称为一龄幼虫，蜕第一次皮后成为二龄幼虫，蜕第二次皮后成为三龄幼虫，以此类推。低龄幼虫的咽侧体发达，保幼激素分泌很多，蜕皮后仍为幼虫；随着龄期的增长，咽侧体逐渐萎缩，保幼激素分泌量越来越少，结果在最后一次蜕皮后就成了蛹（完全变态昆虫）甚至成虫（不完全变态昆虫）。蛹期没有保幼激素，因而蜕皮后就成为成虫。如果将低龄幼虫的咽侧体摘除，一次蜕皮就成为蛹，再蜕皮就是成虫；相反，在化蛹前植入低龄幼虫的咽侧体，这只大龄幼虫蜕皮后还是幼虫，这样的虫体可以长得更大。

综上所述，在昆虫个体发育中，脑激素对于昆虫个体的生长发育起着十分重要的作用；并在脑激素的调

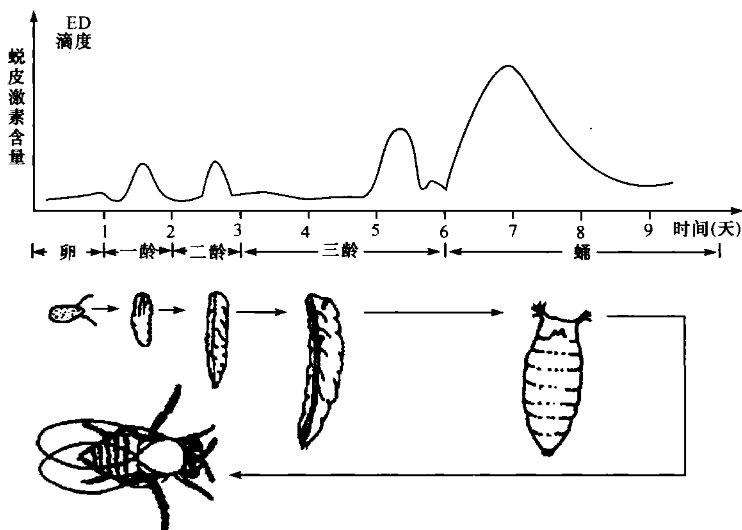


图 12-83 果蝇不同发育阶段蜕皮激素含量的变化

控下，保幼激素和蜕皮激素的协同作用控制着昆虫的个体发育：当保幼激素多而蜕皮激素少时，蜕皮后仍是幼虫；当保幼激素减少而蜕皮激素增多到一定程度时，蜕皮后就成为蛹；蛹内没有保幼激素，于是蛹蜕皮后变为成虫；成虫体内前胸腺退化消失，因而成虫不再蜕皮。

2. 昆虫的外激素 昆虫外激素是同种昆虫个体间的化学通信物质，由昆虫体表分泌散布于体外，以调节或诱发同种间其他个体的特殊行为，甚至影响个体发育，因此又称信息素。信息素主要有性外激素、性抑制外激素、告警外激素、追踪外激素和聚集外激素。性外激素一般是雌性成虫分泌的一种求偶信息；性抑制外激素是蜂王、蚁后分泌的，有抑制同一种群中其他雌性个体的性发育而不能成为蜂王、蚁后的作用。

三、免疫调节

免疫是动物身体的自我保护和稳态的过程。广义上讲，免疫就是动物机体的一切保护和稳定机制。狭义上说，免疫就是动物机体特异性地识别并清除外来抗原的机制，仅指特异性免疫，即免疫应答。

免疫由免疫系统来执行。免疫系统具有识别“非己”物质，防止“非己”的入侵，也能清除体内的“非己”物质。“非己”物质可能是来自于体外的抗原物质，如各种病原体、蜂毒和蛇毒等；也可能是机体自身产生的癌细胞、坏死细胞残片等；还可能是被病原体感染了的机体细胞。因此，免疫系统的功能可以概括为以下三个方面：

①免疫防御：即防止、识别并清除外源性抗原分子或细胞。防御能力过强会出现过敏性反应，防御能力过弱会导致免疫缺陷病。

②免疫监视：就是随时发现并清除体内出现的被感染细胞和自身的畸变细胞、癌变细胞、损伤或衰老死亡的细胞等。监视能力过强会出现自身免疫性疾病，如风湿性心脏病、类风湿关节炎和系统性红斑狼疮等，监视能力不够会导致病原体持续性感染或肿瘤发生等。

③免疫自稳：是指通过免疫系统的自我调控机制来调节免疫应答的程度，使免疫功能在机体生理范围内保持相对稳定；并与神经系统、内分泌系统一起组成“神经－内分泌－免疫”网络，共同调节和实现整个机体的内环境稳态。免疫系统的自我调控机制一旦紊乱，就会导致过敏、肿瘤等相关免疫疾病的发生。

(一)免疫的类型

免疫可分为机械保护和生理保护，分为先天性免疫和后天性免疫，分为非特异性免疫和特异性免疫，还可以分为主动免疫和被动免疫。

1. 先天性免疫 先天性免疫就是动物在出生之前就已经形成了的各种免疫，这些免疫一般是非特异性的，对各种“非己”物质都有一定的免疫作用。先天性免疫构成了动物机体的第一和第二道防线。刚出生的婴儿在胚胎发育时从母体获得的抗体的免疫也是先天的，但属于特异性免疫。

(1)第一道防线 第一道防线包括身体表面的物理屏障和化学防御。皮肤角质层和消化道、生殖道等管道黏膜具有物理性屏障(为机械保护)的作用。呼吸道黏膜上、泪液和唾液中的溶菌酶、胃液中的胃酸等具有化学性防御(为生理性保护)的作用。通常寄居在黏膜上的细菌也能协助抑制病原体,它们或夺取营养、或分泌代谢产物使环境不适合病原体的生存,如阴道表面的乳酸杆菌分泌乳酸的作用。

①无脊椎动物 多细胞无脊椎动物的皮肤均由一层表皮构成。低等动物如水螅、涡虫等的表皮仅有一层细胞。较复杂的无脊椎动物如寄生的蛔虫、环节动物蚯蚓,表皮分泌角质层作为保护。软体动物的河蚌、田螺等身体由外套膜的表皮细胞分泌的贝壳保护。节肢动物如蝗虫、蟹、蜘蛛的体壁为一层上皮细胞并由此向外分泌的外骨骼作为保护和支持。

②脊椎动物 脊椎动物的皮肤都是由上皮组织的表皮和结缔组织的真皮组成。从水生到陆生,脊椎动物的皮肤结构随环境的变化而变化:水生鱼类表皮薄;走向陆地的两栖类的表皮开始出现轻微角质化,到高等陆生动物皮肤出现高度角质化,以防止水分散失。

第一道防线能将大部分的外来异物拒之体外,少数病原体进入机体内会被第二或第三道防线所识别并加以清除。

(2)第二道防线 第二道防线由某些血清蛋白和某些白细胞共同构成,是生理性保护,通过体内的非特异性反应来现实。这些血清蛋白有补体和干扰素等。

这些白细胞中的中性粒细胞以及单核细胞从血管进入组织后发育成的巨噬细胞都称为专职性吞噬细胞,当然还有杀菌、细胞毒(触杀靶细胞)等作用。它们不仅吞噬进入机体的病原体等“非己”成分,而且还能释放多种免疫活性物质(如淋巴因子、补体、溶菌酶等)增加免疫能力。吞噬细胞的吞噬作用包括三个步骤:①吞噬细胞向炎症区游走。在炎症病灶附近存在许多特殊的化学物质,如一些细菌的代谢产物、补体的裂解产物或淋巴细胞激活后分泌的产物等。吞噬细胞具有“趋化性”。②吞噬细胞对异物表面识别的过程。抗体和补体有促进这一识别过程的作用。③异物被吞噬和消灭。这一过程由吞噬细胞的溶酶体参与完成,类似于原生动物吞噬和消化食物的过程。

血液中的自然杀伤性淋巴细胞(NK 细胞)也属于白细胞,不需要抗原激活,更可以不需抗体的协助,它可通过分泌穿孔素和粒酶等直接杀伤被病毒感染的细胞或肿瘤细胞等,其机理与 Tc 裂解靶细胞的过程类同(详见“细胞免疫”)。NK 细胞的杀伤作用是先天性的,也是广谱的,能识别质膜上没有正常 MHC-Ⅰ的所有靶细胞。NK 细胞也可以在抗体的介导下参与细胞的杀伤作用(详见“抗体的作用”)。

(3)补体系统 补体系统(简称补体)是人体中迄今已知的最复杂的具有酶活性的限制性蛋白水解系统。补体存在于血清中,由近 40 种蛋白质组成,约占血清球蛋白总量的 10%,多为糖蛋白。机体中的许多组织细胞都能合成并分泌补体,以单核细胞和巨噬细胞为主。

补体通过形成破膜复合体对病原体细胞发挥免疫作用。破膜复合体的具体作用有:①有的补体分子插入细菌等病原体的细胞膜上,形成一个开放的孔道并使之死亡;②有的能直接附着在细菌的细胞壁上,增加了细菌被巨噬细胞和中性颗细胞的吞噬作用;③已活化的补体分子还可以刺激肥大细胞释放组织胺,促进炎症反应。

激活补体产生“破膜复合体”的方式主要有二种:一种方式是有的补体上的一种蛋白因子(C1)与已经结合在病原体上的抗体(构象已发生了相应变化的)结合而被活化,另一种方式是有的补体上的特定蛋白因子与病原体表面的多糖分子结合而被活化。活化的补体又可以激活其他补体分子,进一步发生级联反应而激活大量的补体分子,形成大量的破膜复合体。

(4)干扰素 干扰素(IFN)是人和动物细胞受到适宜的刺激时产生并分泌的一种微量的、具有高度生物学活性的糖蛋白。

①干扰素的类型 干扰素有Ⅰ和Ⅱ两大类型:Ⅰ型干扰素有 α、β 两类,主要分别由单核巨噬细胞和成纤维细胞产生,此外 B 细胞也能合成 α 干扰素。两类干扰素有共同的受体,分布广泛。Ⅱ型干扰素即 γ 干扰素,主要由活化的 T 细胞和 NK 细胞产生,IFN-γ 可以以细胞外基质相连的形式存在,可以分布在除成熟红细胞以外的几乎所有细胞表面。

②干扰素产生的诱因 干扰素是诱生蛋白,正常细胞一般不自发产生干扰素,干扰素的基因处于被抑制的静止状态。只有活的病毒和加热致死的病毒、外来的双链 DNA、细菌的内毒素等,才能激活动物和人细胞的干扰素基因以表达产生干扰素。现在发现,某些中药也具有诱导作用,如板蓝根、茵陈黄、知母等用

于乙型脑炎、病毒性肝炎等，已被证实有比较强的促进诱生干扰素的作用。

小鼠如感染了流行感冒病毒，肺中病毒量在第三天达到最高峰，以后逐渐减少。肺中干扰素的含量也是在第三天至第五天时最多，然后逐渐减少。抗体在第七天才开始出现，然后越来越多。由此观之，干扰素似乎是抵抗病毒感染的首要防线。抗体是在干扰素出现之后才出场的防线。

③干扰素的作用　各种干扰素的生物学活性基本相同，都具有抗病毒、抗肿瘤和免疫调节等作用，但都不直接杀死病毒等病原体和肿瘤细胞。具体作用是：一有广谱性抗病毒的作用。Ⅰ型干扰素是免疫系统中的主要抗病毒防御与调节因子，它一方面直接激活免疫细胞；另一方面可激活某种核酸内切酶降解病毒RNA，或诱导某种酶以抑制病毒蛋白的合成，从而间接抑制寄主细胞中的病毒繁殖。二有抗细胞增殖的作用。这也是通过间接抑制蛋白质的合成来实现的。三有参与免疫调节的作用。干扰素通过活化机体内的NK细胞（在“免疫细胞”中有介绍）、巨噬细胞等免疫细胞和诱导被感染的细胞表达MHC-Ⅰ、抗原递呈细胞表达MHC-Ⅱ，以提高识别和增强杀伤感染了病毒的细胞，杀伤细菌和寄生虫，抑制和杀伤肿瘤细胞，提高递呈抗原的能力。

④干扰素的作用机理　干扰素的上述作用并不是靠干扰素本身直接起作用来实现的，而是通过与细胞表面的受体结合，把“信号”从细胞表面传到细胞核，激活一系列基因，表达出发挥干扰素作用的一系列蛋白质，由这些蛋白质来完成干扰素的功能。干扰素可以刺激寄主细胞产生多种直接抗病毒蛋白和酶，直接灭活或水解病毒。此外，干扰素还可以刺激感染的细胞在细胞表面产生标记蛋白，有利于免疫细胞的识别和吞噬消灭；干扰素还能通过激活一系列蛋白，促进感染的细胞发生凋亡，等等。因此说，干扰素与细胞表面的干扰素受体结合是干扰素发挥其生物作用的关键。

2. 后天性免疫　后天性免疫都是有特异性的，构成了第三道防线，是动物出生后与病原体之间进行斗争的过程中逐渐形成的，对病原体的免疫具有高度的选择性，也属于生理性保护。包括体液免疫和细胞免疫。

（二）特异性免疫的机制

特异性免疫的基本过程，包括机体中抗原递呈细胞通过特定的途径对抗原的摄取、加工，并将抗原递呈给淋巴细胞，使成熟的淋巴细胞活化后增殖、分化成为大量的效应细胞和记忆细胞，因而发生特异性免疫反应，最终清除抗原物质。效应细胞包括能分泌抗体的浆细胞、有直接与靶细胞接触并使之裂解的胞毒T细胞（Tc）、能激发并促进B细胞和胞毒T细胞活化的助T细胞（Th），等等。

1. 抗原　抗原具有异物性、大分子性、特异性、免疫原性和反应原性等特点。

（1）抗原和半抗原的概念　任何进入人或动物体内，既能引起机体免疫系统产生特异性免疫应答（即产生抗体和效应细胞的过程），又能与相应免疫应答产物在体内或体外发生特异性结合的体外物质，就称为抗原（Ag），也称为免疫原。前一种性能称为免疫原性或抗原性，后一种性能称为反应原性或免疫反应性。抗原的基本特性是免疫原性和反应原性。具备免疫原性和反应原性两种能力的物质称为完全抗原。具有抗原作用的物质属于蛋白质和多糖，蛋白质的抗原性强于多糖。抗原蛋白包括简单蛋白和结合蛋白（如脂蛋白、糖蛋白、核蛋白等），相对分子质量一般在10000以上。各种细胞或病毒的表面都有特定的抗原。

只具有反应原性而没有免疫原性的物质，称为半抗原或不全抗原，如青霉素、吗啡、寡糖、脂类和核酸等。半抗原没有免疫原性，不会引起免疫反应。但在某些特殊情况下，如果半抗原和某种大分子蛋白质结合以后，就获得了免疫原性而变成完全抗原，也就可以刺激免疫系统产生抗体和效应细胞，这时的半抗原相当于一个抗原决定子。青霉素进入人体后，如果其降解产物和组织蛋白结合，就获得了免疫原性。

（2）抗原决定子和抗原特异性　抗原虽然都是大分子，但抗原分子能被抗体等识别和结合的只是某些基团，这些基团称为抗原决定子（簇）。在蛋白质抗原中，一个决定子是由3～8个氨基酸残基组成的。每一个抗原有多种抗原决定子，有2、3种到200多种不等。有的抗原决定子位于抗原分子的表面因而有抗原的作用，有的抗原决定子则位于抗原分子的内部而不具有抗原性作用，只有被巨噬细胞等递呈细胞吞噬并初步消化、加工处理后才能暴露，才具有抗原的作用。抗原决定子的类型决定了抗原的特异性。

（3）抗原的类型

①外源性抗原和内源性抗原　外源性抗原是指人体外入侵的抗原，如入侵的细菌、病毒等。内源性抗原是指那些在人体细胞内合成的异常蛋白质并经酶解的肽段抗原，这些蛋白质可能是肿瘤蛋白、病毒蛋白、自身突变蛋白，也可能是其他病原微生物侵入后致使靶细胞出现的异常蛋白质等。这两类抗原的免疫应答

过程是不同的。

②胸腺依赖性抗原和胸腺非依赖性抗原　胸腺依赖性抗原(TD-Ag)是指一定需要T细胞的辅助,才能激活成熟B细胞并分裂分化成浆细胞产生抗体的抗原性物质,这类抗原通常属于蛋白抗原。天然抗原如微生物、外毒素、卵清蛋白等大多为TD-Ag。TD-Ag既能引起细胞免疫应答,也能引起体液免疫应答,可产生IgG等多种类别抗体,还可诱导产生免疫记忆。

胸腺非依赖性抗原(TI-Ag)是指无需T细胞辅助,可直接激活成熟B细胞的抗原,这类抗原属于非蛋白抗原。天然TI-Ag种类较少,主要有细菌脂多糖、肺炎球菌荚膜多糖和聚合鞭毛素等。TI-Ag一般不引起细胞免疫应答,只能引起体液免疫应答,且只能产生IgM类抗体,无免疫记忆。

2. 抗体

(1)抗体的概念　抗体就是动物体由于抗原的入侵而产生的抵抗抗原的免疫球蛋白(Ig),属于糖蛋白。抗体由B细胞中的浆细胞合成并分泌,游离于血清或淋巴液等细胞外液中,这类抗体称为分泌型免疫球蛋白(sIg)。也有的抗体位于不同发育阶段的B细胞和记忆B细胞的质膜上,成为B细胞的膜抗原受体,这类抗体称为膜结合免疫球蛋白(mIg)。mIg与对应的sIg分子的基本结构相同,所不同的是mIg分子的C端多了一段疏水的肽段,插入质膜内以固定mIg。虽然同一B细胞的不同发育阶段其膜结合免疫球蛋白的结构会有所不同,但其抗原特异性是一致的。

(2)抗体的类型和结构　抗体的种类十分多样,估计最多可达10^9种,数量可达10^{20}个,但是人体的基因组中总共只有几万种基因。研究发现,B细胞中数量有限的与免疫球蛋白合成有关的基因片段,当接受到某种抗原刺激时,这些基因片段会发生特异性的断裂和重排,以形成能表达对抗这种抗原的抗体的基因。就是通过基因片段的不同重排,便可以形成种类繁多的基因,以表达10^9种的抗体。

哺乳动物的抗体可以划分为五大类型,而每一类型的基本结构(又称亚单位)都是一样的(图12-84):每一亚单位都包含4条肽链:两条相同的短链和两条相同的长链。四链互以—S—S—键相结合,形成一个"Y"形的四链分子。每一链又分为两段:一段为恒定部分(C),另一段为变异部分(V)。恒定部分的结构在同一类型抗体分子中是相当保守的,氨基酸残基序列差异极小,甚至完全相同,具有这一类型的特异性。变异部分在轻链和重链上等长,两链变异部分的N端共同构成抗原的结合部位;当这个抗体作为抗原时,这个结合部位也就成了抗原决定子。不同抗体种类的变异部分,其氨基酸残基的差异也只集中在少数区域(15%～20%),构象也不同,这决定了抗体分子的特异性。一个抗体分子的两个相同抗原结合部位,能分别与同一种抗原结合。

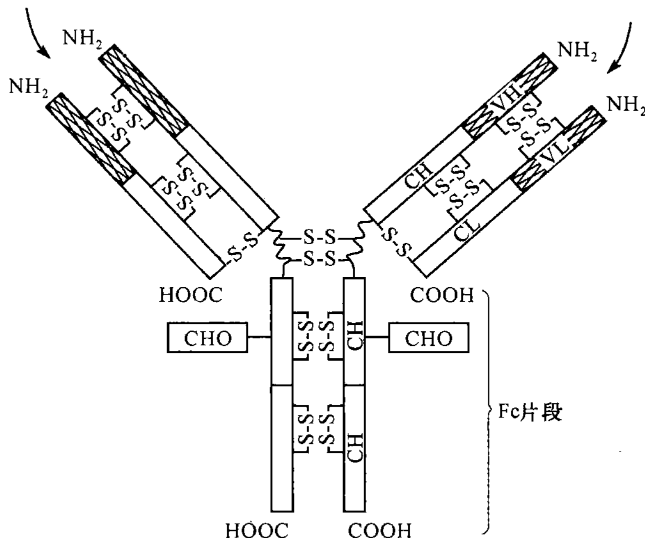


图12-84　抗体分子结构图解
CH为重链恒定部分,VH为重链变异部分
CL为轻链恒定部分,VL为轻链变异部分
CHO为寡糖,箭头示抗原结合部位

短链又称为轻链或L链,每种动物抗体L链的恒定区只有2种类型,每一种类型还可区分为若干亚型。长链又称为重链或H链,人的H链恒定区只有5种类型,同样每一种类型还可区分为若干亚型。同一类型中的不同亚型,其氨基酸残基序列差异极小。哺乳类免疫球蛋白的五大类型就是由这五种类型的H链分别和2种类型的L链共同构成的。

抗体在动物进化过程中逐渐发生变异,原始的脊椎动物,如七鳃鳗等圆口类动物只有一种类型的抗体。哺乳类的抗体有五大类型:IgM、IgG、IgA、IgD和IgE(图12-85),每一类型的抗体又有多种,其区别主要在变异区的氨基酸残基序列及其构象的不同。

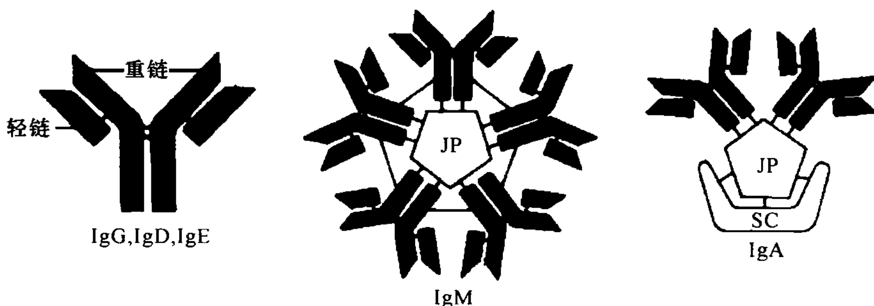


图 12-85　抗体的五大类型

JP. 结合蛋白　SC. 多肽

IgA 是含有 2、3 或 4 个亚单位的复合体，但在血清中主要以单体形式存在；属于外分泌型的抗体，在机体的外分泌液如乳汁、唾液、泪液、支气管黏液、泌尿生殖道和消化道分泌液中广泛存在。IgM 是含有 5 个亚单位并以一个共同的结合蛋白聚在一起的复合体，是抗原初次免疫时最早产生的抗体，是新生儿最先合成的免疫球蛋白，免疫力最强，激活补体的能力也十分有效。其他三种类型都是单一的抗体分子。IgG 是唯一能穿过胎盘而进入胎儿体内的抗体；约占人血清球蛋白总量的 80%，在血清中的浓度为 12mg/mL；也是机体二次免疫应答后形成的抗体的主要成分。IgE 容易与肥大细胞和嗜碱性粒细胞的质膜 Fc 受体结合并使之处于致敏状态，因而参与机体的过敏反应。IgD 的功能目前还不太清楚，膜 IgD 的存在是 B 细胞成熟的标志，也是被抗原激活的必要受体。

(3)抗体的作用　抗体与抗原之间特异性的非共价结合十分有力。抗体的作用目标是存在于寄主细胞外的病原体和毒素，对已入侵到寄主细胞内的抗原不起作用。抗体的具体作用可归纳为以下三个主要方面：

①使抗原沉淀或凝集　由于每一个抗体分子至少有 2 个结合部位，而一个抗原分子常有多个抗原决定子。所以，一个抗体可与 2 个或 2 个以上的抗原结合，而一个抗原则可与多个抗体结合，从而形成大而复杂的结合网(图 12-86)。这样，抗体分子能使可溶性蛋白的抗原相互凝聚，失去溶解性而发生沉淀；也可以使具有抗原分子的细胞之间发生凝集成团而失去活动能力，如红细胞凝集。这样，毒素失去毒性，病原体也就失去了入侵寄主细胞的能力。

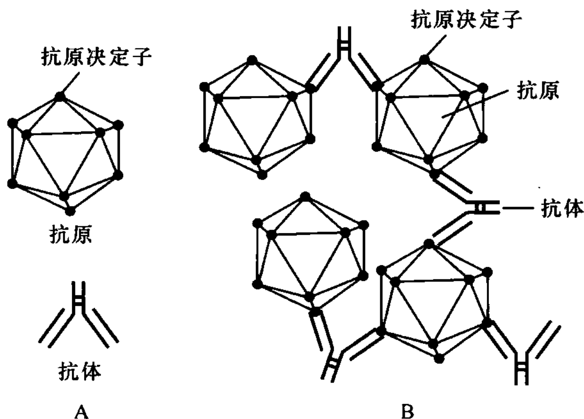


图 12-86　抗体抗原反应

A. 抗原及抗体　B. 抗体抗原凝集成团

抗原一抗体反应为抗原加上了“标签”，能准确有效地被巨噬细胞、中性粒细胞、K 细胞和胞毒 T 细胞等的质膜受体(Fc)所识别，并将抗原一抗体反应形成的沉淀吞噬而清除，或将形成的细胞集团触杀裂解。

②激活补体系统　当细胞型病原微生物侵入人体后，与相应的抗体结合，并使抗体分子的构象发生改变，隐藏在抗体分子内的寡糖链就暴露出来，它的功能是激活补体。这样抗体既结合了病原微生物细胞，又

激活补体，使被结合的病原微生物细胞迅速地被裂解杀死。

应该说补体防御是迅速和有效的，但并非万无一失。如果侵入的不是细胞型病原微生物而是蛋白质分子(异体蛋白)，抗体与之结合后形成的“抗原—抗体”复合物会在血流舒缓的部位，如关节、肾小球的微血管处沉积在血管内壁，此时激活补体就会造成血管内壁细胞的损伤，引起关节炎、肾小球肾炎等疾病。在临床上称为Ⅲ型变态反应(或称Ⅲ型超敏反应，Ⅲ型过敏反应)。

③激活 K 细胞等　K 细胞就是杀伤性淋巴细胞，存在于血液中，“抗原—抗体”能激活杀伤细胞并将靶细胞杀死。具体是：抗体与细胞性抗原结合后，K 细胞质膜表面的 Fc 受体(抗体 Fc 端的受体)就能和“抗原—抗体”上的构象发生了特定变化的抗体 Fc 端结合，使靶细胞迅速失去活性并将靶细胞杀死。K 细胞必须在抗体协助下才能具有免疫杀伤作用，所以 K 细胞又称抗体依赖性细胞毒细胞。K 细胞主要攻击比微生物大的靶细胞，可以是病原体感染的细胞，也可以是肿瘤细胞或体外移植的细胞。与 K 细胞相同，胞毒 T 细胞、NK 细胞、巨噬细胞、嗜中性粒细胞、嗜酸性粒细胞也有质膜表面的 Fc 受体，可被“抗原—抗体”上的抗体激活，与细胞性抗原紧密接触并使靶细胞裂解。

(4)单克隆抗体及其应用　一个浆细胞只能产生一种抗体。一个 B 细胞或记忆 B 细胞受到有关病原体的抗原作用以后，分裂分化成的大量浆细胞都是相同的。因此来自于同一个成熟 B 细胞或记忆 B 细胞的所有浆细胞产生的全部抗体都是相同的，称为单克隆抗体。可见，同一种单克隆抗体分子在结构上和功能上都是完全相同的。

在医疗上，利用单克隆抗体能避免副作用。目前广泛应用于家庭妊娠检查，检查前列腺癌和某些传染病；同时还可以用于癌症的治疗，因为单克隆抗体能区分癌细胞和正常细胞，让它与放射性元素或毒剂结合直接破坏癌细胞。因此单克隆抗体的需要量是很大的。目前人们能够利用鼠的骨髓瘤细胞与同系动物的经过用特定抗原激活的 B 细胞(可从脾中获取)融合成一种杂交瘤细胞，这种杂交瘤细胞既能无限分裂又能大量产生并分泌抗体，因此通过细胞培养可以获得大量的单克隆抗体。

3. 细胞因子　细胞因子又称细胞介素，是一类能在细胞间传递信息、具有免疫调节和效应功能的非抗体蛋白或小分子多肽，大多属于糖蛋白，目前已经发现的有上百种。它们与激素、神经肽、神经递质共同组成了细胞间的信号分子系统。

(1)细胞因子的主要类型　细胞因子不包括抗体和补体，而包括淋巴细胞产生的淋巴因子、单核细胞和巨噬细胞产生的单核因子、各种生长因子等。也可根据细胞因子的结构和功能特点分为：白细胞介素(IL)、干扰素(IFN)、集落刺激因子(CSF)、肿瘤坏死因子(TNF)、红细胞生成素(EPO)，等等。

白细胞介素由白细胞产生的用以实现细胞间功能调节的细胞因子。淋巴因子是由活化的淋巴细胞产生的激素样的多肽物质。不同的淋巴因子能表现多种生物学活性，可作用于相应的靶细胞，使靶细胞发生特性或功能的变化。B 细胞生长因子(BCGF)由活化的 T 细胞或某些淋巴细胞产生的多肽物质，能促进活化的 B 细胞增殖并分化成浆细胞。

(2)细胞因子的作用　细胞因子都是通过与靶细胞表面的受体特异结合后才能发挥其生物学效应的，这些效应包括促进靶细胞的增殖和分化，增强抗感染和杀肿瘤细胞效应，促进或抑制其他细胞因子的合成等，但不与抗原结合，对抗原没有直接的杀伤作用；还能调节机体的造血功能和炎症反应。其作用方式有三种：自分泌作用、旁分泌作用和内分泌作用。其作用特点表现为：多效性、高效性、协同性、拮抗性和双重性等，如图 12-87 所示。

4. 淋巴细胞及其发生、发育

(1)淋巴细胞的类型　根据在免疫过程中所起的作用的不同，淋巴细胞可分为 B 细胞、T 细胞和 NK 细胞等三个类型(图 12-88)。B 细胞就是骨髓依赖淋巴细胞，T 细胞就是胸腺依赖淋巴细胞，NK 细胞就是自然杀伤细胞。B、T 淋巴细胞的区别有：

①在免疫方式上　B 细胞分裂分化成的浆细胞能产生抗体，抗体是存在于内环境中的免疫分子，因而 B 细胞是实现体液免疫的细胞。T 细胞靠自身对异物细胞的直接作用并使之裂解以实现免疫，因而 T 细胞是实现细胞免疫的细胞。

②在形态结构上　在未被抗原活化时，两种细胞在形态上没有什么不同，但细胞膜表面上的蛋白质是有区别的：成熟 B 细胞表面有特异性的抗原受体，是质膜表面的免疫球蛋白(故称膜抗体)，也就是镶嵌于脂质双分子层中的膜结构蛋白；成熟 T 细胞表面具有特异性的“MHC—抗原”受体。成熟 B 细胞被抗原活化

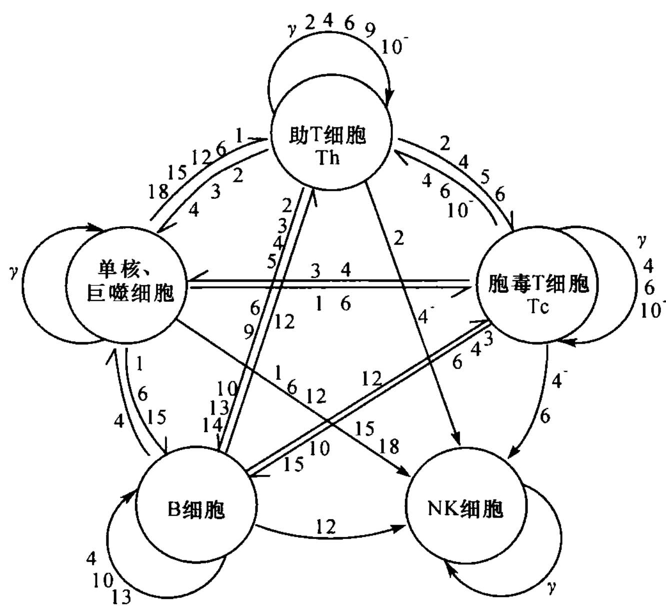


图 12-87　五种免疫细胞产生的主要细胞因子及其作用的主要对象

(图中的数字示白细胞介素的种类，如 1 示 IL-1，γ 示 IFN-γ，4^- 和 10^- 示抑制相关细胞产生细胞因子或抑制 NK、Tc 的杀伤力，其他细胞因子对靶细胞有促进活化或增强 NK、Tc 细胞的杀伤作用)

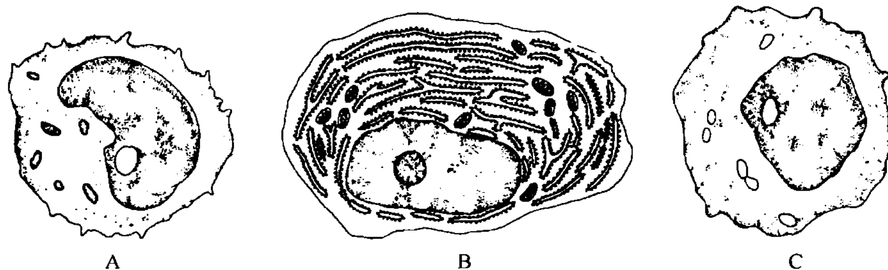


图 12-88　淋巴细胞

A. 未活化的细胞，较小　B. B 细胞(浆细胞)，富含内质网

C. 活化的 T 细胞，内质网不发达

后，分裂分化成的浆细胞含有发达的粗面型内质网但质膜表面失去了抗原的受体，而效应 T 细胞中的内质网不发达且质膜表面仍有抗原的受体。

③在寿命上　B 细胞的寿命很短，不过几天或一二周；T 细胞可以生活几年甚至十多年。

④在分布上　B 细胞大多集中在淋巴结等外周淋巴器官中，T 细胞主要分布在血液和淋巴液中。

(2)淋巴细胞的发生、发育和活化　血液中的各种血细胞都是由造血干细胞分裂分化来的，造血干细胞存在于骨髓中(哺乳动物胚胎时期存在于肝脏中)。造血干细胞分裂分化，一部分成为能够产生淋巴细胞的淋巴母细胞。鸟类和哺乳动物红骨髓中的淋巴母细胞，一部分随血液转移进入胸腺，成了胸腺细胞，然后在胸腺内进一步分裂分化生成具有多种特异性膜抗原受体的成熟 T 细胞(图 12-89)，这一过程在小鼠中是胚胎时期完成的；另一部分留在红骨髓(哺乳类)或随血液转移进入腔上囊(位于鸟类泄殖腔的上方)中继续分裂分化产生具有特异性膜抗原受体的成熟 B 细胞进而进入血液。质膜上具有特异性膜抗原受体是淋巴细胞成熟的标志。

T 细胞和 B 细胞分别在胸腺和红骨髓(哺乳类)或腔上囊(鸟类) 等中心淋巴器官中分裂、分化和成熟与抗原无关，但受激素(如胸腺素)和多种细胞因子(如 IFN－γ 及 IL－1、2、4、6、7 等)的影响，通过自身的选择，让能识别并破坏自身成分的那部分淋巴细胞很快凋亡，让能识别并破坏非己成分的那部分细胞发育成

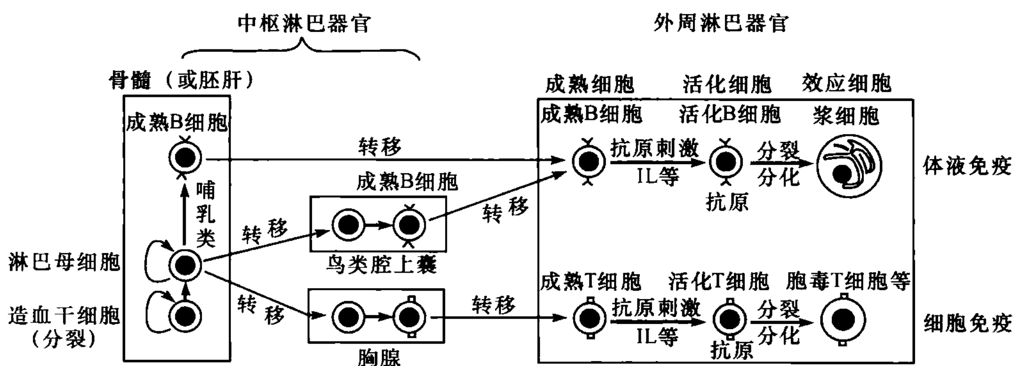


图 12-89　B 细胞和 T 细胞的发育

（图中的器官内箭头示细胞分裂分化，器官之间的箭头示细胞随体液转移）

为具有特异性膜抗原受体的成熟淋巴细胞，之后随血液转移到淋巴结、脾脏、扁桃体、阑尾等外周淋巴器官中，并随血液和淋巴在体内流动。成熟淋巴细胞在相应抗原刺激和多种细胞因子的作用后被活化，并通过分裂增殖、分化发育为大量的效应细胞和记忆细胞。活化是指已经发育成熟的正常细胞获得特殊功能的过程。淋巴细胞的分化与成熟过程非常复杂，包括膜表面各种受体的形成、细胞因子等的产生与分泌等免疫反应。

5. 淋巴细胞与抗原的识别机制　人类和脊椎动物有核细胞的质膜表面上都有各种不同的蛋白质，其中就有一类在同种异体组织或器官移植后引起排斥反应的主要抗原，称为主要组织相容性复合体（MHC），是每一个动物个体特有的身份分子标签。一个 MHC 分子由两条不同的多肽链组成，每一个细胞的质膜表面会有多个不同种类的 MHC 分子。人的 MHC 又称为 HLA 抗原，是细胞表面的一群蛋白分子，由位于第六对染色体短臂上的 148 个连锁基因座上的基因所编码，每个基因编码一种特异性蛋白；并且每一个基因座上都存在有众多的复等位基因，譬如 HLA－A 有 263 个等位基因，HLA－B 有 501 个等位基因，这 148 个基因座上的等位基因共有 1400 多个。除了同卵双胞胎外，没有两个人的所有 MHC 标志全部是相同的，因此这个标志是每个人特有的身份标签。

MHC 可分为三类，MHC-Ⅰ分布于除红细胞以外的身体全部有核细胞的膜表面，MHC-Ⅱ只定位于单核细胞、巨噬细胞和成熟 B 细胞及活化 T 细胞等少数种类细胞的质膜表面，这类细胞具有递呈外源性抗原的作用。MHC-Ⅲ分子不具上述功能，属于血清蛋白。

MHC 在免疫系统中的作用极其重要，其主要作用是细胞内的 MHC 可作为抗原的载体。大多数情况下，MHC-Ⅰ只与内源性抗原结合、MHC-Ⅱ只与外源性抗原结合，形成“MHC-抗原”复合物后转运到细胞膜表面，将抗原递呈给 T 细胞的受体因而发生特异性免疫反应（图 12-90）。同时，MHC-I 和 MHC-Ⅱ还能分别识别 Tc 和 Th 细胞膜上的 CD 受体并与之结合，从而实现双识别（图 12-90）。可见，靶细胞的“MHC-Ⅰ-抗原”只能与胞毒 T 细胞（Tc）的两个受体特异性结合，而抗原递呈细胞的“MHC-Ⅱ-抗原”只能与助 T 细胞（Th）的两个受体特异性结合。

一个成熟的 B 细胞或 T 细胞的质膜上只有一种抗原的受体，但数量很多。按质膜上的抗原受体种类来分，一个人体内的淋巴细胞就有 10^{10} 种以上。当一种抗原入侵时，只有一种淋巴细胞的受体能识别入侵的抗原并与之结合，这些淋巴细胞因此被激活而分裂分化产生大量效应细胞和记忆细胞。有不少淋巴细胞终生遇不上对应的抗原而不起作用。

6. 抗原递呈细胞及其作用　免疫应答的启动主要是从抗原递呈细胞（APC）对外源性抗原的摄取、加工，并将抗原递呈给其他淋巴细胞开始的，并且这类外源性抗原一般是蛋白质的。抗原递呈细胞主要有单核细胞、各种巨噬细胞和 B 细胞等少数几种细胞类型，它们均可产生 MHC-Ⅱ并移至质膜上。抗原呈递细胞如巨噬细胞吞噬外源性抗原（如病毒、细菌等）后，进行限制性消化和加工处理，得到抗原性的多肽与内质网上合成的 MHC-Ⅱ，形成“MHC-Ⅱ-抗原”复合物后转移到细胞膜表面，并递呈给 Th 前体细胞（不能是 Tc 细胞）识别（图 12-90）。不同类型的抗原需要不同抗原递呈细胞的递呈，以介导 Th 前体细胞的活化。

7. 体液免疫　特异性免疫有两种免疫机制，即体液免疫和细胞免疫。体液免疫就是浆细胞产生的抗体

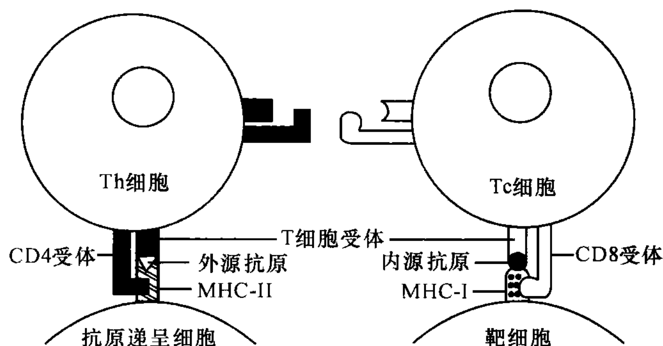


图 12-90 MHC-抗原复合物与 T 细胞的特异性双识别

Th 细胞膜 CD4 受体与 MHC-Ⅱ结合，同时 Th 的受体与 MHC Ⅱ-抗原结合

Tc 细胞膜 CD8 受体与 MHC-Ⅰ结合，同时 Tc 的受体与 MHC Ⅰ-抗原结合

通过体液的传送，并起免疫作用的一种免疫方式。

(1)B 细胞的膜表面分子 B 细胞表面有多种膜表面分子，借以识别抗原、与免疫细胞和免疫分子相互作用，也是分离和鉴别 B 细胞的重要依据。B 细胞表面分子如 MHC-Ⅰ、MHC-Ⅱ、抗原受体(mIg)、补体的受体、某些细胞因子的受体、有丝分裂原受体，等等。同一机体中不同成熟 B 细胞上可能具有不同类型的抗原受体分子；而同一种成熟 B 细胞的抗原受体分子是相同，因而只能识别一种抗原，表现有特异性。由一个 B 细胞分裂分化而来的所有成熟 B 细胞的膜抗原受体是相同的。

(2)成熟 B 细胞的活化 成熟 B 细胞可分为两个亚系：B—1 亚系和 B—2 亚系，被特异性外源抗原活化后都能分裂增殖，并分化成大量的浆细胞。B—2 亚系还能产生记忆 B 细胞。如果 B 细胞被病原体感染，产生内源性抗原并通过 MHC-Ⅰ递呈给胞毒 T 细胞，就会被杀伤。

①B—1 亚系的活化 这类 B 细胞只存在于胚胎时期。由非蛋白外源性抗原直接激活 B—1 亚系细胞，只产生浆细胞。如图 12-91，成熟 B 细胞遇到互补的非蛋白外源抗原分子时，B 细胞表面的抗原受体能和抗原决定子结合，B 细胞因此就被活化、长大，并迅速分裂并分化，产生大量的浆细胞(又称效应 B 细胞)，但不产生记忆细胞。

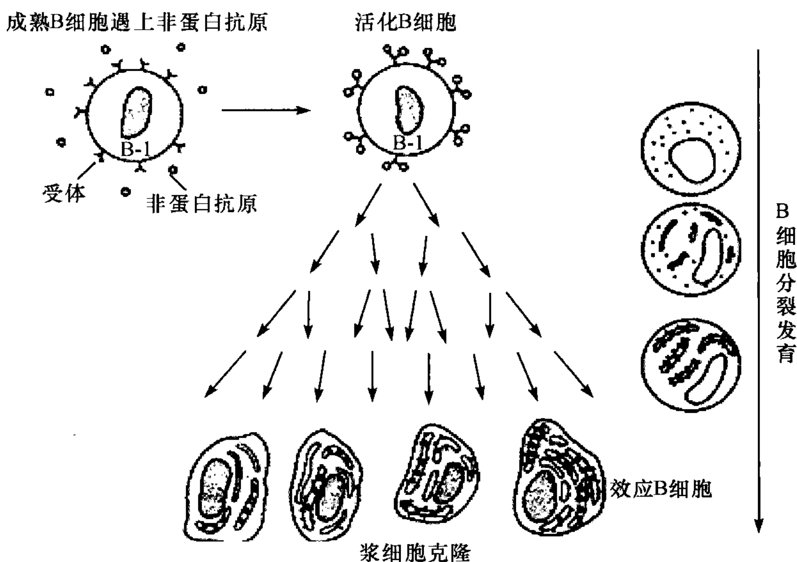


图 12-91 B—1 亚系细胞克隆并分化成浆细胞

②B—2 亚系的活化 由蛋白外源性抗原诱导 B—2 亚系细胞产生浆细胞和记忆 B 细胞。这一过程一定需要助 T 细胞(Th)参与才能完成。如图 12-92，由 B 细胞表面抗体捕获的外源性抗原，通过特殊的途径

摄取到胞内后，加工成的肽片段抗原由 MHC-Ⅱ递呈膜表面，并与前体 Th 细胞或已被巨噬细胞活化的 Th 细胞的特异性受体结合而相互激活，而且已活化的 Th 细胞对 B 细胞有更佳的激活效果；B 细胞的活化还可以受到活化的 Th 细胞、胞毒 T 细胞(Tc)和巨噬细胞分泌的多种细胞因子的强烈促进，以及活化的 B 细胞可产生 Th 样的淋巴因子如 IL-4、10、12、13 等，能以自分泌方式作用于自身 B 细胞。活化的 B－2 亚系细胞大量增殖并分化成浆细胞和记忆 B 细胞。

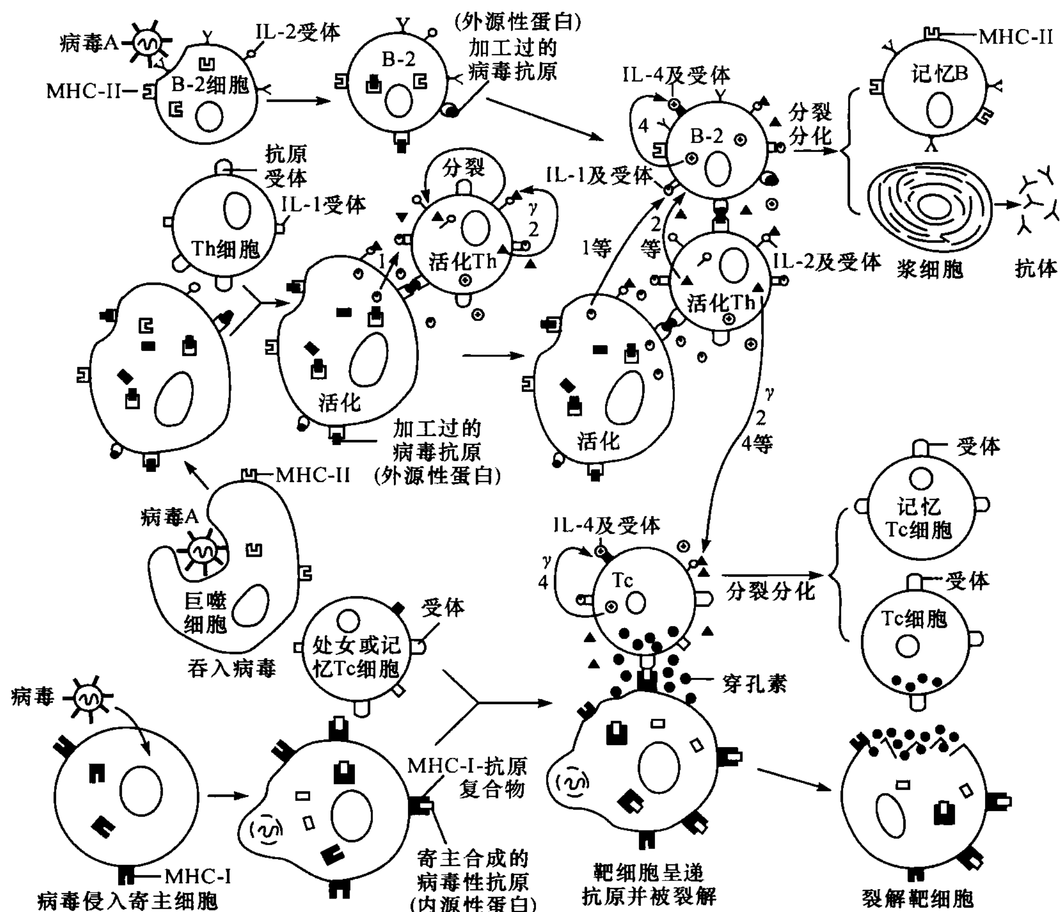


图 12-92 助 T 细胞介导的体液免疫和细胞免疫

(⊙示 IL-1 等，▲示 IL-2 等，⊕示 IL-4 等，γ 示 IFN-γ)

(3)浆细胞产生抗体 浆细胞一般停留在各种淋巴结中，产生大量的抗体。抗体离开浆细胞后，随血液、淋巴流到全身而发挥消灭抗原的作用。每一个浆细胞每秒钟能产生 2000 个抗体。浆细胞的寿命很短。

(4)记忆细胞与二次免疫反应 记忆细胞由活化 B－2 亚系细胞分裂和分化产生，暂不分裂和分化。记忆细胞的作用有：①分泌抗体；②寿命长，能长期“记住”入侵的抗原，对抗原十分敏感，这也是最主要的。③膜抗原受体的亲和力远强于成熟 B 细胞。如果有同样抗原第二次入侵时，记忆细胞比没有记忆的 B 细胞会作出更迅速的而且是更强烈的反应，产生大量的新的记忆细胞和浆细胞；因而能将入侵的抗原迅速消灭而不至于危害寄主。这就是二次免疫反应。

初次免疫时抗原刺激后的第 5～10 天才产生为数不多的抗体，以 IgM 为主，且抗体的亲和力也低；而二次免疫时仅在 1～3 天内就能产生足够数量的抗体，以 IgG 为主，其次是 IgA 和 IgE，IgM 很少，抗体的亲和力很高。

有些抗原诱发的记忆细胞对这种抗原记忆终生，如人患麻疹或天花、伤寒、百日咳等病愈后，终生不再感染。

可见，体液免疫的两个关键问题就是：产生高效而短命的浆细胞，由浆细胞产生并分泌抗体，以清除抗

原。产生寿命长的记忆细胞，在血液和淋巴中循环，随时“监察”，一旦有同样抗原的入侵，立即发生免疫反应以消灭之。

8. 细胞免疫 T细胞是细胞免疫的主要细胞，也有记忆性，因此二次免疫比初次免疫反应总是发生得快，迅速而强烈得多。在中心淋巴器官中发育成熟的T细胞可分为前体胞毒T细胞(pTc)、前体助T细胞(pTh)和前体抑T细胞(pTs)等三个细胞群。

(1)成熟T细胞被活化 成熟T细胞在血液中循环流动，当遇到与它的受体相对应的、已被抗原递呈细胞递呈的或靶细胞膜表面的“MHC-抗原”复合体并结合时，同时在IL-1等多种细胞因子的共同作用下，这个前体T细胞才会被活化，表现为分裂增殖、分化发育为记忆T细胞和效应T细胞，其结果是：胞毒T细胞(Tc)具有了杀伤靶细胞的能力，助T细胞(Th)具有了诱导并促进体液免疫和细胞免疫的能力，等等。效应T细胞在IL-1、2、4、6、15等细胞介素的作用下还可以继续扩增。

(2)助T细胞的活化和作用 助T细胞(Th细胞)又称诱导T细胞，可分为Th1和Th2两个亚系，其质膜上的抗原受体具有特异性。在经典的小鼠利什曼原虫感染模型中，Th1和Th2细胞的活化，需要其质膜上的受体分别与巨噬细胞和B细胞质膜上的“MHC Ⅱ-抗原”及其分泌的细胞因子的特异性结合。助T细胞被活化后开始分裂增殖，其作用主要有：①Th1分泌的IFN-γ、Th2分泌的IL-4等分别特异地促进Tc1和Tc2前体细胞的活化。②分泌的IFN-γ和IL-2、4、5、6、10等以促进B细胞的活化。③分泌的IFN-γ等促进巨噬细胞的活化。④直接激活已具有“MHC-Ⅱ-抗原”的B细胞。⑤能表达一些膜受体如IL-2受体和CD受体等，形成了自分泌活化扩增信号的正反馈放大，使被活化的T细胞克隆得到快速扩增和活化。⑥Th1亚系能直接诱导被感染的靶细胞和肿瘤细胞发生凋亡。艾滋病(AIDS)病毒可破坏助T细胞，导致患者的免疫系统瘫痪。总之，Th细胞活化后通过分泌的相应细胞因子对各种免疫细胞功能的有效发挥都有“帮助”。

(3)胞毒T细胞(Tc或CTL) Tc细胞也分Tc1和Tc2两个细胞亚群。活化的胞毒T细胞是细胞免疫中具有攻击和杀伤靶细胞能力的最主要细胞，所能识别的是MHC-Ⅰ-抗原复合体，因而攻击对象只能是病原体细胞、异体组织细胞(如移植器官)、被感染的且具有MHC-Ⅰ-抗原复合体的自身细胞，以及胞膜表面发生异常的自身细胞(如癌细胞)等。

①胞毒T细胞的活化 前体胞毒T细胞(pTc细胞)的特异性受体接触并结合到靶细胞膜“MHC-Ⅰ-抗原”上的抗原时而被激活，巨噬细胞和助T细胞分泌的IL-1、2、4或IFN-γ等多种细胞因子对Tc细胞的活化具有强烈的促进作用，其结果是：一方面分裂分化出大量记忆胞毒T细胞和有直接杀伤力的胞毒T细胞；另一方面分泌多种细胞因子，其中的IFN-γ或IL-4等还能作用于胞毒T细胞自身，形成自分泌活化扩增信号的正反馈放大。

②活化的胞毒T细胞杀伤靶细胞 只能特异性触杀质膜MHC-Ⅰ上结合有内源性抗原的靶细胞，包括杀伤病毒感染过的细胞、肿瘤细胞及异体移植细胞等，并且主要通过两个途径：一是Tc分泌颗粒以引起靶细胞的裂解或凋亡。这种颗粒中含有穿孔素等各种细胞毒性因子、粒酶、淋巴毒素和水解性溶酶体酶等。穿孔素也称为成孔蛋白，属于糖蛋白。当靶细胞上的“MHC Ⅰ-抗原”与Tc细胞膜受体特异地结合后，后者在结合处便分泌大量的穿孔素，作用于靶细胞的质膜并产生柱状孔道而死亡。粒酶和淋巴毒素可诱导靶细胞凋亡。淋巴毒素进入靶细胞后，让各种溶酶体酶外逸而直接引起细胞裂解死亡。一个胞毒T细胞先后可结合多个靶细胞并使之裂解。二是Tc与Th1一样，能直接诱导靶细胞凋亡。通过细胞免疫所杀死的细胞及释放的抗原物质，再由相应抗体和吞噬细胞所清除。

Tc细胞杀伤靶细胞具有三个特点：特异性高，只能识别一种类型的内源性抗原；接触杀伤，不伤害没有与它有直接接触的细胞；反复杀伤，不伤害Tc自身。靶细胞被裂解后释放出的抗原物质再被相应的抗体特异地结合，最终被巨噬细胞等吞噬细胞彻底清除。

③活化的胞毒T细胞分泌多种细胞因子 分泌的细胞因子有IFN-γ和IL-4、8、10等，能促进B细胞活化；IFN-γ或IL-4等还能正反馈于胞毒T细胞的活化。如果B细胞被感染，则细胞内出现的内源性抗原由MHC-Ⅰ递呈给前体胞毒T细胞，诱导其活化并分裂分化出大量的胞毒T细胞，继而杀伤被感染的B细胞；与此同时，还分泌大量的相关细胞因子，以进一步活化邻近的已结合外源性抗原的B细胞。

(4)记忆T细胞 记忆T细胞有记忆Th细胞和记忆Tc细胞，它们的产生目前不甚明确，既可能由活化T细胞分裂分化而来，也可能由效应T细胞分化发育而来；但它们都可以自我增殖更新，在没有抗原刺

激时也能增殖。记忆 T 细胞最显著的特点是免疫记忆功能，同时膜抗原受体的亲和力非常强，极微量的特异性抗原就能使之活化，迅速增殖、发育成大量的效应 T 细胞；还能分泌较多种类的细胞因子（如 IFN-γ，IL-2 等），细胞寿命长。

（5）抑 T 细胞　抑 T 细胞（Ts 细胞）在外来抗原被消灭殆尽时，能通过分泌 IL-10 等某些细胞因子和表达有负调控作用的膜分子来介导抑制效应淋巴细胞（浆细胞、活化的 Th 和 Tc 细胞等）的各种功能，并且发生细胞凋亡，只有少数的效应 T 细胞存活下来而成为记忆 T 细胞，结束“战斗”。抑 T 细胞的这一作用也只有在助 T 细胞的刺激下才发生作用。

可见，细胞免疫与体液免疫一样，次级免疫反应总是比初级免疫反应发生得快，效率也更高。

综上所述，抗原在人体内发生特异性免疫反应的大致过程可归纳为图 12-93。从图中可见：无论是外源性抗原还是内源性抗原，分子型抗原最终通过吞噬细胞的吞噬清除；细胞型抗原（如病原菌、异体移植细胞、自身异常细胞等）最终要么通过细胞凋亡清除，要么先被裂解成细胞残片或分子后再通过吞噬细胞的吞噬清除。

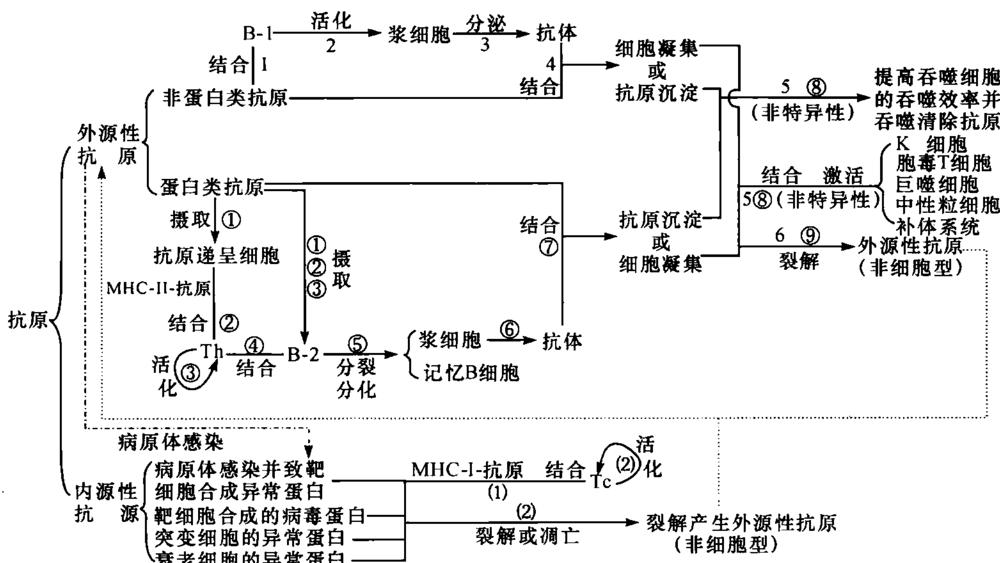


图 12-93　抗原在人体内发生特异性免疫的大致过程
（图中的数字表示某一抗原诱发特异性免疫过程的次序；
图中的“结合”示抗原或质膜受体与抗体之间的结合）

9. 免疫应答的发生部位　病原体入侵体内后，免疫应答首先发生在扁桃体和淋巴结等免疫器官中。淋巴结多分布在呼吸、消化、生殖系统的粘膜下，这样的位置便于抗原递呈细胞、淋巴细胞拦截刚刚突破体表屏障的入侵者。病原体侵入组织液后，随组织液进入淋巴管，沿淋巴管流经淋巴结。病原体进入淋巴结便会遇到巨噬细胞一类的抗原递呈细胞，它们会被吞噬，抗原会被递呈并激活成熟的淋巴细胞以实现特异性免疫应答。

（三）免疫系统疾病

1. 自身免疫疾病　抗体或 T 淋巴细胞失去了分辨“自己”和“非己”的能力，把自身的某些细胞和组织当作入侵的抗原而围攻之，这就是自身免疫疾病。可分为器官特异性自身免疫病和系统性自身免疫病。例如，一种名叫酿脓链球菌的表面有一种抗原决定子，和心脏瓣膜上的一种物质的表面结构十分相似。当这种细菌感染人体后，启动免疫系统而产生相应抗体。等细菌被抗体消灭、炎症消退的同时，心脏也已经受到了不可修复的伤害，致使发生风湿性心脏病。此外，风湿热、类风湿性关节炎、溶血性贫血等都是特异性自身免疫疾病。系统性红斑狼疮属于系统性自身免疫病，大多见于年轻女性，病因目前不甚清楚。

2. 过敏反应　一些人对某种无害的物质，如有的人吃了鱼、虾、蟹等食物会发生腹痛、腹泻、呕吐，或皮肤奇痒难熬；有的人吸入花粉、尘土后会发生鼻炎或哮喘；有的人注射青霉素后会发生休克。螨虫、蘑菇孢子及化妆品等也能引起某些人产生强烈的免疫反应。这些异常反应都是过敏性反应，或称超敏反应、变态

反应。这些能引起过敏反应的物质称为过敏原或变应原。过敏原与呼吸道黏膜、消化道黏膜、生殖道黏膜、皮肤接触都可能引起过敏反应。过敏反应可分为速发型与迟发型 2 种。以下以速发型过敏反应为例：

(1)速发型过敏反应的特点 如人类的青霉素、蜂毒过敏发作迅速(只需几分钟)，反应强烈(可致死)，消退较快，一般不会破坏组织细胞，有明显的遗传倾向和个体差异，但如果不及时治疗可以导致死亡。其他类型的过敏反应可能会造成组织细胞受损。

(2)速发型过敏性反应的原因 人体内有肥大细胞和嗜碱粒细胞，它们主要分布于呼吸道的鼻黏膜、扁桃体、支气管黏膜，胃肠道的胃肠黏膜，以及皮肤黏膜、眼角膜等处，这两类细胞中含有组织胺、白三烯、5-羟色胺、激汰等过敏介质。过敏体质的人免疫能力普遍比较低下，尤其在一定环境下，机体内产生大量自由基。自由基的氧化破坏作用使肥大细胞和嗜碱粒细胞的质膜受到破坏、变性。

当人体第一次遇上某些过敏原时就会引起机体内相应 B 细胞活化，产生的浆细胞分泌大量抗体(主要是 IgE)并与肥大细胞和嗜碱性粒细胞的质膜 Fc 受体结合，使这些细胞成为敏感细胞(或称致敏细胞)。当相同过敏原第二次进入人体后就能与这种敏感细胞的质膜表面 IgE 特异结合，使自身的细胞膜受损，透性增大，释放大量的组织胺等过敏介质，导致毛细血管舒张和管壁透性增大、平滑肌收缩和腺体分泌增多等，因而引起皮肤红肿、荨麻疹，流涕、喷嚏、哮喘、呼吸困难，呕吐、腹泻、腹痛等，个别病情严重的可因支气管痉挛、窒息或过敏性休克而死亡。因此说，在过敏的发生过程中，过敏介质起着直接的作用，过敏原是过敏病症发生的必要条件，而大量自由基的存在是过敏发生的根源。

用抗组织胺类药物治疗有较好的暂时疗效，避免与过敏原接触也是防止过敏反应的主要措施。某些过敏反应，还可以通过加大患者对过敏原的接触量，直到不再出现过敏反应为止。

3. 免疫缺陷病 免疫缺陷病是指由于机体免疫功能不足或缺乏而引起的疾病。有的是由于遗传而使机体生来就有的，叫做先天性免疫缺陷病；有的则是由于疾病和其他因素引起的，叫做获得性免疫缺陷病。大多数都是获得性免疫缺陷病，如艾滋病(AIDS)。

(四)移植免疫

将一个体的细胞、组织或器官移到自体组织不同部位或另一个体都称为移植。提供器官的个体叫供体，接受移植器官的个体叫受体或宿主，被移植的组织、器官等称为移植物。不同个体之间的移植常由于供体和受体的遗传背景的差异，可以互相作为抗原刺激对方产生免疫应答，这就叫移植免疫，其产生的效应是排斥反应。

1. 移植抗原 引起移植免疫应答的抗原称为移植抗原，又称组织相容性抗原。根据抗原性的强弱及引起移植排斥反应的强度，又分为主要组织相容性抗原(MHC 抗原)和次要组织相容性抗原(mHC 抗原)。MHC 抗原在人类即为 HLA，是排斥反应中最重要的免疫应答分子。结合有肽段的异体 MHC 分子会被误认为结合有外来抗原的自体 MHC，从而被 T 细胞的膜受体识别，产生应答。同种异体 MHC 分子可直接被递呈给 T 细胞引起 T 细胞活化。它们可以当作外来蛋白被宿主的抗原递呈细胞加工、降解，再被宿主 MHC 结合并递呈给 T 细胞产生应答。mHC 不能刺激初应答，在有 MHC 存在下 mHC 能协同刺激再应答。

2. 移植排斥反应发生的机制 移植排斥反应与一般免疫应答一样，体液免疫、细胞免疫和炎症都可参与排斥反应的过程。排斥反应的强弱与供、受体之间组织相容性程度，以及免疫状况等因素有关。

移植物进入机体后，自身 MHC 和外来 MHC 分子都有可能把外来抗原递呈给 Th 细胞，进而活化 B 细胞和 Tc 细胞，产生抗体或直接杀伤移植细胞；也可通过活化巨噬细胞和中性粒细胞等产生细胞毒作用。

B 细胞活化后产生特异性抗体，与供体细胞结合后可引起补体活化，杀伤移植细胞；也可激活炎症和凝血系统，引发血管内血细胞凝集，毛细血管阻塞，导致移植物缺血坏死。如果有天然抗体(如 ABO 血型抗体即凝集素)存在，则可立即出现上述排斥反应，形成超急性排斥。

第十三章　动物行为学

动物行为学主要是研究动物的行为规律，揭示动物行为的产生、发展和进化以及动物行为与动物生活的相互关系。它是生物学重要的分支学科。行为学主要包括以下几个问题：行为的定义，行为的发生机制和行为的基本类型。

第一节　动物行为学概述

一、什么是行为和行为学

（一）动物行为的概念

动物行为就是动物为了自身眼前的存活和（或）基因的延续（即繁殖），在个体层次上对外界环境的变化和内在生理状况的改变所作出的整体性的外部可识别的变化（如宏观的运动、体色的变化、面部表情的变化和气味的释放等）。有些行为对自身的眼前存活是不利的，甚至因为这种行为它自己会死亡，如雄性螳螂与雌性螳螂交配时头会被雌性螳螂咬下，但是雄性螳螂的基因因此能得到延续。行为活动一定是动物的一个个体、一个种群所表现出的活动，而不是指它们体内的生理活动。行为活动包括动物的各种运动形式，如跑、跳、游泳、飞翔等；还有动物的发声和鸣叫，如虫鸣、马叫、兽吼；还有就是通讯，包括视觉通讯、听觉通讯、嗅觉通讯、触觉通讯、电通讯和化学通讯。昆虫分泌信息激素属于化学通讯，动物的一些面部表情属于视觉通讯。

各种行为，包括高等动物十分复杂的行为都可溯源到生物的应激性。细菌、鞭毛虫和其他单细胞生物的趋性运动，高等植物的向性运动，都应是低级形式的行为。应当指出，植物运动是缓慢的，有的是不可逆的，如植物生长性的感性运动、向性运动等。单细胞生物不但有自己的行为，还能通过类似于学习的方式调整自己的行为（图 13-1）。例如，草履虫在游泳前进时，如果身体前端到砂粒等阻碍，草履虫的反应是倒游、后退，改变方向，或偏左或偏右，然后试探前进。如果仍未避开砂粒，草履虫就再倒游、后退，再调整方向，尝试第二次的前进。几次尝试直到避开砂粒能够前进为止。

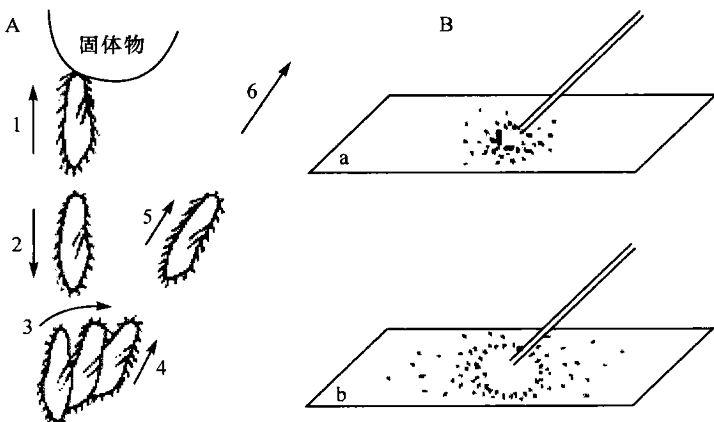


图 13-1　草履虫的趋性反应

A. 在游泳时遇固体颗粒后退，调整方向，再前进（尝试错误）；B. 虹管中含醋酸。a. 草履虫对强酸发生负趋性反应，远离虹吸管口；b. 对弱酸发生正趋性，围绕成环

（二）动物行为的特征

动物的行为都具有以下三个主要特征：①行为是一个动态的过程；②行为一般都是对环境的反应，具有普遍的适应意义，并表现为生存条件的改善（取食、避敌）和生殖的成功（求偶、繁殖、筑巢和照料后代等）；③行为的表现需要一定的物质基础，如高等动物的运动器官、神经系统和感觉器官（耳、鼻、眼等）以及内分泌

系统等。

(三)动物行为发生的重要意义

动物无论发生什么行为,尤其是自然选择保留下来的,哪怕是利他行为,至少也是有利于基因传递和延续的,即表现了基因的自私性。其实,大多数的动物行为不仅有提高繁殖率(即基因自私性)的作用,也有增加自身个体的生存机会,总之就是增强了对环境的适应。

完成一个行为要付出代价。动物产生任何一个行为都要付出能量代价;有的行为还需要付出危险代价,如一条狗偷食猪肉店中的猪肉;有的行为发生可能还需要付出机会代价,例如,为了孵卵,母鸡不得不放弃捕食的良机。当动物发生某一个行为时,只要所付出的各种代价的总和小于所要完成的行为的收益,这一行为就是值得完成的,就是有适应意义的。

(四)动物行为学

专门研究动物行为的科学,称为动物行为学或行为生物学。动物行为学研究动物行为的因果关系、动物行为生理、行为遗传进化、行为生态或行为功能等内容。除此以外还研究具体的行为,比如说动物的取食行为、生殖行为、攻击和防御行为、时空行为、学习行为等。

二、行为学的研究内容

(一)行为的因果关系

研究动物行为因果关系是行为学研究的一个重要方面,Tinbersen 是 1973 年获得诺贝尔奖的行为学家之一。

例如,鸟为什么孵蛋?因为只有蛋这种大小、形状、花纹的刺激通过鸟的视觉神经系统才能引起它孵蛋的行为,也就是说才能够引起它孵蛋行为的释放。这就说明了动物的行为都是有原因的,都是由某种刺激所引起的,不会平白无故地发生。

又如,我们用一个纸板模型模拟空中飞鸟,来测试地面做窝的鸟类对这些模型作出行为方面的反应,测试的时候可以把这些模型从左至右从地面鸟类上空通过,观察地面鸟类的反应。结果它们会有两种不同的反应:一种是无动于衷,另一种就是逃跑。经过分析发现,凡是促使释放逃跑行为的模型都有一个共同的特点,就是脖子短,这种脖子是猛禽具有的;不逃跑的模型都是长脖子的。最有意思的是图 13-2 中的这个形状的模型:如果这个模型从右往左移动,鸟看见就会逃跑;从左往右移动就不会引起鸟的逃跑。这些都是外界刺激,外界刺激导致了动物一些行为的释放,这就是因果关系。



图 13-2 一种鸟的模型

再如,一只母鸡趴在地面上休息,然后给它一个声音刺激,这个刺激声音有强弱的变化。当声音刺激比较弱的时候,它没有反应,当声音逐渐增强后它会提高警觉,再增强后它会站起来,当声音再增强它就会排粪并且原地打转,最后当声音强到一定程度的时候它就飞跑了。这个实验说明母鸡对声音强弱有不同的反应,说明动物的行为是外界刺激所诱发的,这也属于动物行为因果关系的研究范围。

(二)行为的生理基础

鸟为什么会孵蛋?凡是孵蛋的鸟,它肯定处在生殖期。在生殖阶段体内有生殖动机,这是由它内在的生理状况决定的。在非生殖期它绝对不会孵蛋,你给它蛋也不会孵,还有可能把蛋吃掉;生殖期给它蛋它就会孵。同样是蛋,有时孵有时吃,原因在于它内在生理有差异。所以说研究动物的行为必须研究动物的内在生理状况。

动物的整个行为都是受它体内的生理状况或是激素的周期性变化影响的。比如一只白冠雀,它实际上一年四季它体内的一些生理变化和体外行为的一些变化是相对应的,它先是迁移,然后筑巢、求偶、育雏,到秋天就迁走了。它在行为上表现了一个周期。而这个周期刚好与体内的生理周期相吻合,这个生理周期主要表现在与体内的生殖腺发育和激素水平的周期性变化相一致。因此,可以说每年动物体内的生理周期相应的外在表现,就有了一个行为上的年周期,特别是鸟类表现得尤为突出。

又如乌鸦的生活周期,一年一个周期,年年如此:春天雄鸟飞到生殖地点开始建立领地,建立领地以后

雄鸟筑巢、向雌鸟求偶、交配。雌鸟产蛋孵蛋，双亲喂养幼鸟，到了秋天幼鸟出巢独立生活，然后迁飞。这就是乌鸦一年的生活周期。乌鸦的这种迁飞、筑巢、求偶、交配、孵卵、迁回越冬的周期性行为，与它体内的内在生理变化和激素含量有一个相应的对应关系。

由此可见，动物的行为是在神经系统和内分泌系统的共同调节下，通过运动器官来完成的。

1. 神经系统与行为　前面已经谈到，高等动物行为的产生不仅需要运动器官的活动，而且需要神经系统和感觉器官的参与，具体通过反射活动来实现，而每一个反射活动必定有一个相关的刺激。

(1)刺激的来源　一般来说，引发动物产生行为的刺激来自于外界环境或内部环境。动物对外界刺激是通过各种外感受器(包括视觉、听觉、嗅觉、触觉和味觉等感受器)来感受的，内部刺激则由内感受器所感受。机体内部的刺激有运动觉的和心理性的两种。运动觉的刺激是来自关节、肌肉、腱、韧带和其他内部器官的信号；心理性刺激可以是多样的，例如，任何一种思想都可视为一种刺激，甚至可以由外界刺激所制动，如一种特殊的气味，可以使你回想起以前的境遇，而这种回忆又可刺激进一步的反应。

(2)刺激的阈值

①什么是刺激的阈值　又称强度阈，就是指释放一个行为所必须具有的最小刺激强度。如果刺激小于阈值，行为不会释放。

②影响动物刺激阈值的因素　在一个具体的反射活动中，它的阈值大小是不变的；而在复杂的行为中，引起一个行为的释放所需要的阈值是变化的，是受到环境条件和动物生理状况影响的。一般来说，动物某一种行为释放之后，会在一定的时间之内提高释放行为的阈值。比如动物吃饱之后再要让它吃就不容易了，除非你给它特别好吃的东西来引诱它；动物在交配以后在相当长的时间内，对异性就没有性需求。反过来说，当动物非常饥饿时，它的阈值会下降，很不好吃的东西也会吃。把织巢鸟放在笼子里面一段时间找不到配偶和食物，在这种情况下它释放性行为、取食行为的阈值会降到很低，甚至于在没有任何刺激的情况下，它的性行为、取食行为也会释放出来。这种当外界刺激阈值为零时，就能释放出来的行为就叫空放行为。空放行为达不到在正常情况下所应达到的行为目的。譬如，织巢鸟有很强的织巢能力，一般情况下它要看到织巢的材料，才会表现织巢行为。到了繁殖季节，它织巢的行为表现非常强烈，甚至没有树叶、没有织巢材料，它也会在那里瞎比划，但是达不到织巢的目的。

(3)刺激的过滤　每一个动物体在任何时刻都会面对着无限量环境信息或者外界刺激，包括物理刺激、化学刺激、生物信息等。每一个生物体都被淹没在信息的海洋里面，但是对动物有用的信息只占很小的一部分，绝大多数的信息对它都没有作用。因此，对动物来讲一个很重要的任务，就是有选择地对外界刺激作出反应。动物过滤外界刺激由外周的感觉器官和中枢的神经系统来完成。

①外周过滤　外周过滤就是通过动物体表感觉器官来有选择性地接受外界刺激来起过滤作用。比如耳、鼻、眼或和昆虫触角等，只能感受某些相应的刺激，对其他绝大多数刺激根本就没有感受能力而被过滤掉。每一种动物所能感受的外界刺激是千差万别的。人不能感受超声波；蛇对热的感觉很强烈，它对0.005℃的温度变化都能感受到；很多哺乳动物(如狗)的嗅觉感应比人要强得多。实际上任何一个动物对外界绝大多数的刺激没有感受能力。

②中枢过滤　只有外周过滤还不够，有些需要通过中枢神经系统才能把它过滤掉。例如，两人在街道上聊天，虽然听到的不仅是对方的语言，也同时有汽车和行人的声音传入耳内，而后者所产生的神经冲动传到大脑之前就被中枢的网状激活系统给阻断了，因而只有对方的语言信息才能到达大脑形成对方的语言。而且有些物种接受的外界刺激是非常特殊的，有物种的特异性。比如，蛾两性之间的识别和交配主要是靠性外激素，但是通常都是雄蛾只对本物种雌蛾释放的性外激素才有反应，这样就能确保同一物种个体间的正常交配和繁殖；萤火虫都靠发光来寻找配偶，但是发光的频率各不相同，这样就保证了种间隔离；人的文字和语言对其他生物毫无作用，等等。

(4)超常刺激　有时候动物发出的自然信号，对于信号的传递者来说并不是最好的；相反，有一些非自然的异常或人工的信号反而更容易诱发动物行为的发生。这种比一个正常的自然刺激更能够有效地释放动物某一特定行为的非常信号就叫超常刺激。例如，食品中的颜色添加剂，大米抛光，米面漂白等对人的行为都具有超强刺激的作用。

在自然界有很多动物利用超常刺激从而获得好处。如杜鹃自己不做窝，也不孵蛋。它把蛋产在别的鸟窝里，靠别的鸟去孵卵，孵出来的小杜鹃把巢中其他的蛋拱出去。如果养父母的雏鸟和它在一个窝里，它争

食的能力更强,因为它比其他雏鸟嘴张得更大、更鲜艳。杜鹃雏鸟就是靠超常刺激获得更多的食物。当杜鹃幼鸟出巢后,还要继续喂食一星期,虽然此时杜鹃幼鸟身体要比养父母大得多,但利用超常刺激仍能让它的养父母给它喂食。

(5)刺激的累积　动物的很多行为不是仅被一个刺激所释放,往往是被几个刺激所释放。这些刺激可以是单独或者是结合来发挥作用,彼此之间可以起到促进或者是补充的作用,这个现象叫刺激的累积。如果同一个刺激重复发生,或者是几个个体所发生的刺激同时出现,往往会增强这个刺激释放行为的效果。又如,你看到一朵小花不会有多少反应,但一大片小花会让你心旷神怡;冬天早晨睡懒觉时,也许需要妈妈叫好几遍你才会起床。这样就等于几个刺激同时或连续发出,可以更有效地引起行为的释放。

2. 激素与行为　动物的行为,除了主要受神经系统调控以外,同时也受激素所调控。激素由于作用较长而持久,因此,对于那些长期波动的行为型的调控特别适宜。

(1)性激素与行为　激素对动物行为影响最显著的是性激素对性行为的影响和催乳素对照顾幼仔方面的影响。许多动物,特别是生活在高纬度地区的动物,其性腺的发育程度是随季节而变化的,即在繁殖季节性腺发达,繁殖结束后性腺便退化缩小。例如,环颈雉的睾丸在春季,其重量达到冬季的12倍,因此表现出很强的求偶和交配行为。通过摘除动物睾丸手术或施用抗雄性激素的试验,结果都导致性行为的消失,但一般不会立即消失,而是逐渐衰退的,其中最早消失的是交配行为。对一些非繁殖季节的动物、幼年时期的动物或阉割了的雌性动物施用睾丸酮,都会引发出相应的雄性性行为。在许多情况下,影响雌性性行为需要雌二醇和孕酮的共同作用。对于鸟类来说,性激素还能影响与繁殖有关的其他行为,如领地行为、筑巢行为和孵卵行为等。对于无脊椎动物,激素对行为的影响主要也是性激素最为显著。由于催乳素的作用使鸟类和哺乳类具有照顾幼仔的行为,并且能促进雌性哺乳动物乳腺的发育和泌乳,以及雌鸽嗉囊分泌鸽乳,用以喂养幼仔。

(2)其他激素与行为　除了性激素,其他激素对行为的影响较小,而且大都是间接的。如下丘脑分泌的促性腺激素的释放激素,通过影响垂体产生和分泌促性腺激素,促进性腺发育和性激素的产生而影响性行为;甲状腺激素能提高人和高等动物神经系统的兴奋性而影响行为表现。

(3)激素影响行为的机制　激素影响行为的机制有激活效应和组织效应两种。激活效应体现在激素对行为的表达和表现具有启动的作用,如蜕皮激素促进昆虫蜕皮而生长,性激素与性行为的关系,鸟类和哺乳类的雄性激素与攻击行为的关系,等等。激素的组织效应是在生物发育期间表现出来的,如动物的早期性分化和身体组织的生长格局都受着激素的调控而影响行为表现。

(三)行为遗传学和行为进化

鸟为什么会孵蛋?这是由遗传物质所决定的。由于遗传物质决定了只有鸟类才有孵蛋的行为。任何动物的行为与它的形态结构一样,都是通过长期遗传、变异和进化而来的,如图13-3。行为遗传学里面有一个很重要的方面就是研究基因与行为的关系,有些行为是比较简单的,只受一个基因支配,有的动物行为是由两个基因所支配的,但更多的动物行为是由多基因支配的。

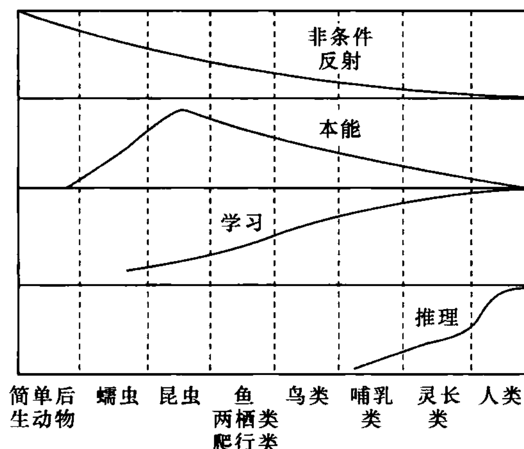


图13-3　动物行为的进化

有人对蜜蜂的行为遗传进行了比较深入的研究。他使用棕色品系(H)和Van scoy品系(NH)的蜜蜂进行杂交实验来研究它们的两种行为。H型有两种行为:①打开蜂室;②移走感病致死的幼虫,所以又叫卫生型;NH型无此两种行为,称为不卫生型。将两个品系的蜜蜂杂交,F_1表现型为不卫生型。F_1和纯种卫生型回交时,得到四种不同表现型的后代:

A:1/4,全卫生型,打开蜂室,移出死虫;

B:1/4,全不卫生型,不打开蜂室,不移出死虫

C:1/4,半卫生型,打开蜂室,不移出死虫

D:1/4,半卫生型,不打开蜂室,人为打开蜂室后,可移出死虫。

这种表现型的比例符合孟德尔的基因自由组合规律。因此,可以推断,有两对等位基因控制卫生一不卫生的行为表现型。

应该强调的是,上面所述的蜜蜂行为只说明了基因对行为的直接影响;但是,基因也和激素一样能够间接影响动物的行为,如通过影响感觉器官的敏感性、大脑的功能(如记忆力)、激素的分泌、激素的反应阈值和其他一些形态生理特征等而间接影响动物的行为。

(四)行为生态学

还是这个问题,鸟为什么孵蛋?如果鸟不能孵蛋,那么很快这个物种就会消失了。可见这个孵蛋的行为有非常重要的生物学功能,对生物的存活有很大的价值,这个在动物行为学中叫做行为的存活值。行为生态学研究的是动物行为的功能或者研究它的存活值。动物的任何一个行为都是长期进化而来的,它对动物本身有着某种积极的意义。行为生态学就是专门讲动物行为的功能,也是动物行为学的一个重要方面。

三、动物行为的几个基本概念

(一)种内释放者和种间释放者

1.种内释放者　是在种内个体之间起着信息传递作用的一些形态或行为特征。由于个体之间进行信息交流对彼此都有好处,所以在释放者进化过程中,无论是信号发送者还是接收者都有贡献。

对于信号的发送者,信号越醒目越鲜明越有利,使对方很容易发现、接受这个信息。对于信息接受者来说,越敏感越有利于接收信息。通过长期演化以后,动物有些形态结构、色型、行为都是非常醒目,非常鲜明的。孔雀开屏非常漂亮,这是雄孔雀发出的信号。

物种释放鲜明醒目的信号是受其他方面进化要求所限制的,不能无限制的鲜明醒目。鲜明醒目可以达到通讯的目的,但也可以引起天敌注意。从种内通讯来说越鲜明越好,从防御性来讲越隐蔽越好,都是自然选择施加的影响。所以往往采取折中的方法使两方面都能照顾到。有的动物在需要时才释放信号,例如鸟类在生殖季节才会换上漂亮的一身羽毛,有利于求偶、生殖,过后就会把羽毛蜕掉。也有的信号比较醒目,但并非太醒目。

2.种间释放者　一个很明显的例子就是海洋中的清洁鱼。清洁鱼是给凶猛的鱼清洁表面的污物、寄生虫等。因为它们往往清洁的是凶猛的鱼和肉食类的鱼,所以它需要有一个信号让对方知道,不要被对方误食了。所以需要非常鲜明醒目的信号:清洁鱼身上有特别鲜明的两条斑纹,并且游泳的姿势也比较特殊。总之,在不同的物种之间为了合作,也需要互相打信号。这些信号就是它身体的某些结构、颜色或者是行为表现。

(二)欲求行为和完成行为

欲求行为和完成行为是动物复杂行为的两个阶段或是两个时期。先是欲求行为,后是完成行为。只有这两个阶段都完成时,才能够达到行为的目的。举例来说,取食行为分成两个阶段,一个阶段是寻找食物,一个阶段是把食物吃掉。寻找食物的阶段就叫做欲求行为阶段,找到食物以后把它吃掉的过程就是完成行为。因为它要到处探寻食物,行为的时间比较长,表现得更积极;当它吃完东西以后,就进入到一个比较不想吃东西的时期。一直到它再次饥饿的时候,欲求行为就比较强烈了。求偶是欲求行为,交配本身是完成行为。所以马戏团在训练动物的时候一定是在欲求行为阶段。

(三)信号刺激和固定行为型

如果外界的一个特定刺激(如性状、特征)可引起动物发生特定的并且是稳定的反应,那么这个刺激就叫信号刺激(又称符号刺激),这种按照一定时空顺序发生的肌肉收缩活动的先天的固定反应称为固定动作格局,或称固定行为型。相同的信号刺激所引起的反应是相同的。固定动作格局表现为固定的运动形式并能达到某种生物学目的。心理学家把固定行为型叫做物种的典型行为,跟形态结构一样,每一个物种都有自己所特有的固定行为型。

在生殖季节的时候,雄鸥鸲的颈部和胸部的羽毛是红色的。雄鸥鸲在生殖季节,它们需要占领领地,领

地是不允许同种的其他雄鸥鸲侵略的；如果受到侵略，它就会发生攻击。有人做了一个实验，做了两个模型，一个形状和大小类似于雄鸥鸲，但没有红色；另一个只是一团红色羽毛。测试雄鸥鸲如何对待这两个模型。结果在测试时发现雄欧鸲攻击的对象是第二个模型，即那一团红色羽毛，而不进攻形状与自己相似的第一个模型。

在生殖季节雄性三棘鱼腹部是红色的，从领域中驱逐竞争对手对雄刺鱼取得生殖成功极为重要，所以雄刺鱼把红色信号当成是雄刺鱼，因而对红色总是作出极强烈的反应。几乎所有的红色物体都被它们看成是竞争对手而加以攻击，甚至偶然落入水中的红色花瓣也会引起雄刺鱼的攻击。研究者做了几个模型，其中的四个外形很不像三刺鱼，但是它们腹面都是红色的，测试生殖期的三刺鱼攻击哪个模型，结果这四个都会被攻击；反而只有外形和它一样的但没有红肚皮的才没有受到攻击。

猛禽都有两只大眼睛，猛禽是一些小鸟的天敌，因而小鸟对于大眼睛这种信号刺激有强烈的逃避反应。有些蛾的后翅上各长有一个大眼斑，这两个眼斑有代表猛禽的作用。所以蛾在进化过程中就利用这个眼斑来起到保护作用。当小鸟要吃它的时候突然把前翅展开，后翅就露出来两个大眼斑，就能把小鸟吓一跳，在小鸟一犹豫的时候，它就逃走了。

上述三例中，在生殖季节雄鸥鸲或雄三棘鱼一见到红色就发生进攻，小鸟一见到两个大眼斑就却步；这些行为都属于固定行为型。相应的刺激都属于信号刺激。

(四)动物的信号与通讯

1. 通讯方式　无论在动物社群中还是其他生物与生物之间，时时都需要依靠信息的传递来达到某些行动上的反应。通讯的方式有以下几种类型：

(1)视觉通讯　这是视觉器官发达的动物之间最普遍的通讯方式。这在昆虫、鸟类、哺乳类动物中比较常见。雌雄萤火虫在夜晚依据发光器官所发出的冷光信号来寻找配偶的。黄蜂和银环蛇等动物的警戒色起警戒作用。鸟类有很多是通过建造一个精致、醒目和鲜艳的建筑物来吸引异性的。植物通过花色吸引昆虫帮助传粉：蜂媒花——多为黄色或蓝色，蝶媒花——红色或粉红色，蛾媒花——白色或暗色，甲虫和蝇媒花——白色或暗淡色。有的植物花通过拟态“骗取”相应昆虫前来传粉。

(2)听觉通讯　是听觉器官发达的动物之间的通讯方式，它不受时间的限制，即白天和晚上均可进行，其信号是声音。同一种动物发出不同的声音，有不同的信息，如求偶、报警、召唤、炫耀等。但蟋蟀前翅摩擦的叫声不仅可吸引异性，而且也能吸引并最终导致自己死亡的寄生蝇的到来(图 13-4)。

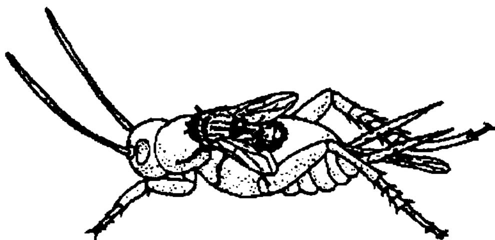


图 13-4　鸣叫的蟋蟀与寄生蝇

回声定位　回声定位也是一种听觉通讯。蝙蝠、海豚、海狮等都能发出超声波来探查猎物。根据从猎物体上返回的超声而确定猎物所在的部位，即回声定位。蝙蝠利用回声定位能在黑暗中躲开用极细铁丝编成的迷宫，能捕捉蚊、蛾等很小的昆虫，甚至根据回声查明昆虫表面结构，从而区分可食和不可食昆虫。

蝙蝠的听觉器官和其他哺乳动物一样，也分外耳、中耳和内耳三部分，但蝙蝠的耳能感受超声波，这是它的突出特点，其机制有三。

机制一：蝙蝠发出的超声波很强，发出超声之后，很快(不到 10ms)就可收到回声。但回声很弱，只有发出的超声强度的 1/2000。一般听觉器官都是在强刺激后，短期内不能感受弱刺激。蝙蝠怎能在发出强超声后，几乎立刻就能接受弱刺激，即回声呢？这是因为蝙蝠的脑在给喉部肌肉发出信号，使喉发出超声波的同时或之前，给中耳肌肉也发出信号，使中耳肌肉收缩，结果听小骨不能振动，蝙蝠自己发出的强超声不能传送到内耳，内耳一直保持“清醒”。等到中耳肌肉松弛之后(约 2ms～8ms)，回声也就到了，此时中耳骨已能振动，因而内耳就收到回声了。

机制二：内耳接受声音刺激所产生的兴奋是从听神经(第Ⅷ脑神经)传入大脑高级中枢的。在蝙蝠发出强的超声冲动到来时，内耳传入径路中的某些中间神经元的抑制性突触活跃起来，阻止声波的兴奋传入。等到回声冲动到来时，中间神经元恢复了传导功能，结果回声冲动能够传入脑中。

机制三：蝙蝠中有检测回声的神经元，如果连续发来二次超声信号，这些神经元只对第二次信号敏感，

虽然第二次信号远远弱于第一次。

以上三个巧妙的机制使蝙蝠具备了高水平的回声定位能力。

(3)化学通讯　是利用化学物质作为信号来传递信息。接受化学物质的感觉器官是鼻、触角等。例如，被害虫伤害的植物能释放出信息素来召唤该害虫天敌的到来。虫媒花植物能通过花香或花味来招引昆虫传粉，如蜂和蛾好香味，蝶好清淡味，蝇好臭味；花蜜(含有氨基酸、蛋白质和糖分等)和花粉对许多昆虫有很大的诱惑力。此外，有的植物还能通过释放相应昆虫的信息素来“骗取”昆虫传粉。

无脊椎动物之间可以通过信息素(又称外激素)来实现化学通讯。信息素的化学本质是一些小分子的碳氢化合物，它们通过气流或水流来传递。例如，腔肠动物中的海葵有报警信息素；线虫雌性能释放性外激素；昆虫的信息素有性外激素、性抑制外激素、聚集外激素、告警外激素和追踪外激素等，这些激素虽有物种的高度特异性，但常也能被其他物种所偷听或利用。许多雌性昆虫在交尾期间体表分泌具有挥发性的性外激素，能引诱同物种的雄性个体前来交尾。

许多鱼类的配对行为和社群行为都是由信息激素来控制的，通常雌鱼排卵后就会从卵巢中释放出相应的信息素，这种化学物质可激发雄鱼的求偶行为。试验证明，雄性的金鱼(*Carasstus auratus*)单凭嗅觉就能辨别出未排卵和已排卵的雌鱼。

在哺乳动物中，气味通讯在两性关系、亲幼关系、社群关系和领域行为等生存和繁衍方面有非常重要的作用。哺乳动物具有许多专门分泌信息素的腺体。这些腺体大都是由皮脂腺衍生来的，如鹿和其他偶蹄目动物的头部或后肢有明显的臭腺，而羚羊的臭腺则位于两蹄之间。此外，由于尿中含有包皮腺的分泌物，所以尿也具有重要的通讯功能。如狗外出时，每走一段路就会撒一点尿以作标记，便于返回。有些种类的雄性个体的气味可以抑制较年轻个体的交配行为、气味标记和领域行为。

(4)接触通讯和电通讯　这类通讯常在那些视觉器官不发达的动物或视觉通讯难以进行的地方发生。接触通讯是指靠身体接触所进行的通讯，如蜘蛛眼为单眼，只能感光，不能成像，视力差，但它们的触肢和足上的感觉毛弥补了视力的不足。某些生活于深海中的鱼类，由于光线和视觉已不能发挥作用，依靠产生电场和电场变化来测定周围的物体。有些电信号的功能与聚集信息素相似，如电鱼(图 13-5)可借助于电器官的放电制造电场，使它们能感知水中的各种物体；又如，当电鳗在捕到猎物时，便改变它的电量输出，以极高的频率和极大的电量放电，在这种情况下，同种个体会“闻讯”赶来。

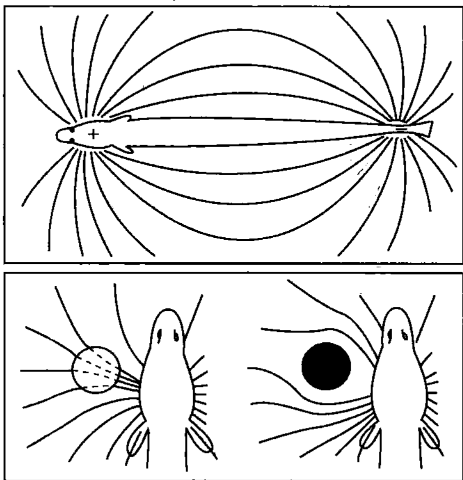


图 13-5　一种电鱼用尾部的器官制造电场

尾部是负极，头部是正极。动物身体是良导体，如下左图中的白圈所示；一块石头是不良导体，如下右图中的黑圈所示

2. 通讯的功能　通讯无论在种间还是在种内个体间，都有非常重要的作用。具体有告警信号、食物信号、求偶和交配信号、亲子间信号、聚集信号、个体间对抗信号等作用。

第二节　动物行为的发生

行为的种类丰富多样，分类的方法也各不相同。根据动物行为发生的不同，可分为先天性行为和获得性行为。先天性行为是动物一出生或发育到一定阶段不学就会发生的行为，如动性、趋性、非条件反射和本能。获得性行为则是动物出生之后通过学习和经验获得的。

一、先天性行为

(一)动性和趋性

1. 动性 例如,蜗虫怕光,靠动性来趋利避害。比如说在一个池子里边,一部分是有光的,另一部分是暗的,在光线照耀下它就运动了。这种运动是不定向的、随机的。它不是直接跑到暗处来,而是没有到达暗处就一直在运动,直至到了暗处后才不再运动。这种在有利刺激下不动,在不利刺激下增加发生不定向的随机的运动,最后到了它最有利的一个环境就不动的特性,这叫做动性。

2. 趋性 趋性是一种定向运动,定向地离开刺激源或者是接近刺激源。接近刺激源叫正趋性。远离刺激源叫负趋性。如趋光性和负趋光性,正趋地性和负趋地性,正趋湿性和负趋湿性等。

3. 横定向 横定向跟趋性比较接近,它的运动方向总是与刺激源保持一定的角度而不是直接向着刺激源或者离开刺激源。

例如,当一个蚂蚁找到食物在回巢的路上,回巢的路线和太阳光光线保持着一定的角度 α。当它走到中途时用一个黑盒子扣住并保持相当长的一段时间,太阳光线已经偏离了一个角度 β 时,然后把盒子拿开后,发现蚂蚁继续向前运动的路线已经不是原先的轨迹方向了,这时的运动方向和太阳光光线仍保持着 α 角度。

动物在离巢或者回巢时可以通过横定向找到自己的家,但是有一个前提是刺激的光源要非常远,如太阳或是月亮、星星。只有光源非常远的时候,动物移动一定距离以后与太阳或月亮的角度才不会发生明显的变化。如果光源很近,当动物移动一点距离时与光源的角度就会发生明显的改变,它就必须进行调整方向。比如说,灯蛾的飞行是星星定向。如果有更强的光源如路灯,它就会把它当作定向标志,就会与它保持一定的角度。当灯蛾飞了很短的一段距离时,运动方向与路灯的角度就发生了改变,蛾就会作出调整,这样一直调整就造成了它围绕光源不停地飞。

(二)非条件反射

反射是一种生理行为,但是从动物行为学来讲是动物比较简单的行为,它表现在外部的某些动作和变化上,而且还有一定的生物学功能。反射分为非条件反射和条件反射两种。

非条件反射的特点是:①外界刺激和它所作出反应之间有着非常强的联系。比如说手接触到火焰会马上回缩;气管里进了异物就马上会咳嗽。这是因为这种类型的反射弧的神经元之间的联系是先天性的、固定不变的和永久性的。②无意识的。比如手指无意接触到火焰立即发生的回缩反射,就不是大脑作出的反应,而是无意识的。③它的中枢不是在大脑,而是在大脑皮层下的某些部位,如脊髓。④先天性的,这对于生命活动的调节以及最低限度地适应环境是必需的。

(三)本 能

动物之所以能适应环境靠的是两种行为,一个是本能行为,另一个是学习行为。

本能行为是神经系统先天的一种正确反应,是由一系列有序发生的非条件反射所组成,这种行为是由动物遗传物质所决定的。当某一动物刚一生下来就被孤立了,不让它和它的同类生活在一起,在这种情况下所能表现出来的行为,就属于本能的行为,这也是测定一种行为是本能还是学习行为的方法之一。

本能行为不同于反射行为的主要特征在于:

1. 本能行为虽然也是动物对刺激所作出的反应,但它不完全是由外界刺激所决定的,同时也决定于体内环境的生理状况。例如,高等动物的交配行为,并不是完全决定于周围是否有异性配偶存在,而且也取决于该动物体内性激素的水平。许多动物在体内没有性激素的情况下,虽然外界有强烈的性刺激因素存在,也不会激发交配行为。有时,本能行为甚至不一定需要外界刺激,只要内部生理条件成熟了,就会表现出来,如母鸡的抱窝行为。

2. 本能行为虽然也有些是比较简单的,但大多数本能行为比反射行为要复杂得多,是由一系列简单的非条件反射的连锁发生所构成的,而前一个非条件反射的反应活动成为下一个非条件反射的刺激。如刚出生的婴儿的吮乳和吞咽就是一个本能行为。

3. 本能行为虽然是先天的,遗传决定的,但这种行为不一定是动物一生下来就能表现的。有的本能行为必须等到动物个体发育到一定阶段,体内遗传基因按程序活化后,这时如果有激发因子存在,动物才能发

生特定的有程序的本能行为。例如，哺乳动物一出生就会吮吸母乳并吞咽；而很多的鸟类只有到了繁殖季节才会领地、筑巢、求偶、交配、孵卵甚至育雏等一系列繁殖行为。有的本能行为还可以被经验修改。

4.本能行为在种内个体之间表现大都相似。如蜘蛛能按物种所特有的模式纺织出相似的蛛网，不同个体的鸟类同样按照其物种所特有的模式营造鸟巢。

本能行为虽然主要是一种先天决定的行为，但目前研究指出，有些本能行为已具有一定的学习因素在内。例如有些小鸟在母鸟哺育下长大后能唱复杂的曲调而进行隔离包头饲养，只能唱简单的曲调。这说明唱简单的曲调是本能，而唱复杂的曲调已经有学习的成分。

另外，有些本能行为的引发，主要是由于机体内部生理环境对于神经系统的调节作用，而外界刺激有时甚至不起作用。这在高等动物中特别显著，例如饥饿动物的索食行为、睡眠和母性行为等，似乎动物体内有某种欲望或驱动在起作用，推动这一行为的发生。因此，有人把这一类特殊的本能行为称为“动机”行为。

二、后天性行为

后天性行为，又称学习行为，是动物在成长过程中借助于经验的积累、或向其他个体学习，以调整自身活动的一种行为。学习是动物个体在生活中与其他生物或非生物个体之间的相互作用过程中进行的，而不是在进化过程中发生的。比如有些动物看见蛇一开始不害怕、后来害怕了。这就是利用自己的经验学得的。动物通过学习可以使得自己行为更能适应外界环境，从而更有利于它的生存和繁殖。

一般来讲，动物既具有本能行为又具备学习行为。低等动物以本能行为为主，学习行为为辅；高等动物学习行为占的比例大，本能行为占的比例少。泥蜂的行为很复杂，到春天的时候它先挖一个洞筑一个巢，在出去打猎之前先把这个洞用小石头堵住。狩猎之后先把猎物麻醉，把猎物放入洞中然后在猎物身上产卵。它会把洞堵上再去打猎把第二个洞堵上，再次储存。泥蜂的做巢、打猎、麻醉、封口都是本能的行为。但是它也有学习行为，它的学习行为就是在挖完洞，打完猎物以后还能找到这个洞，靠的是学习行为。我们做一个实验测试泥蜂如何找到它的洞口，当它几次反复打猎回巢以后，在它的洞口四周放上松塔，慢慢它就熟悉了，在它再次飞出去以后，将松塔搬离它的洞口，发现泥蜂回巢时就回到有松塔的地方，而回不到原来的洞口，这就说明泥蜂是有学习行为的。有人训练蚯蚓走T形迷宫(图13-6)，通过蚯蚓的几次错误与尝试，结果蚯蚓能学会不爬到有电极的方向而是爬到另一端有食物的方向。

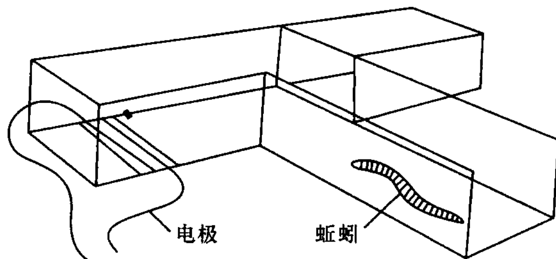


图13-6　训练蚯蚓走T形迷宫的试验

动物的学习概括起来有以下几类：

(一)习惯化

这是一种最简单的学习方式，是经验的积累。当一种刺激持续或重复发生时，动物的自然反应逐渐减弱，最后完全消失。例如，蜘蛛第一次听到音叉发出的声音会迅速躲避，但久而久之就不再惧怕，也就不再躲避了。这种现象称为习惯化，即逐渐无视某些刺激。习惯化的意义是使动物放弃一些对其生活无意义的反应，有节能的作用。

(二)印随学习

年幼动物在出生后不久建立与一个个体的牢固的依附关系。这种牢固的依附关系的建立是一种学习行为，称为印随学习或印记。“出生不久”在不同动物长短不一，绿头鸭孵出后的第10～15小时是印随学习的敏感期，小鸡孵出后的第2～3天是敏感期，过了这个敏感期印随学习就不易甚至不会发生。这个个体必须具备两个特点：正在运动，个体高大。这个个体通常是双亲之一，这样年幼动物既可以得到亲体的最有效保护，同时也能够从亲代那儿学到一些基本的生活能力。每个物种都有自己印随学习的敏感期，动物早期的印随学习不仅对于年幼动物的生存有利，对于长大后的社会行为和性行为也具有长期的影响作用。Lorenz曾观察到对人产生了印记的鸟长大后不仅会向人的手指求偶，而且还试图与人的手指交配。

(三)模仿学习

模仿学习主要是动物在幼年期的一种学习方式。其特点是要有年长者(或教养者)的行动作为模子。

人类幼儿在成长过程中模仿学习起着重要作用。幼小的黑猩猩能模仿其年长者如何利用一块地衣从石缝中汲取水液，利用一条沾水的树枝从洞穴中取出白蚁。据说，若干年以前在英格兰一只大山雀有一次偶然碰巧打开放在门外奶瓶的盖而偷饮了牛奶，结果不久其他地区的大山雀也学会了偷饮牛奶，这显然是当这只大山雀在进行偷奶活动时，其他大山雀在进行着细心观察，然后模仿学会了偷奶的本领。模仿学习在社会性动物中出现的频次要比非社会性动物多得多，所以又称为社会性学习。

（四）经典条件反射

这种学习最初是生理学家巴甫洛夫研究出来的。当一种刺激与一种无关刺激共同作用时，经过一段时间，只给无关刺激，也会产生同样的反应，这种现象称为经典条件反射。狗看着骨头就流唾液，看着灯不流唾液。如果把灯和骨头同时呈现给狗，这样多次重复之后，狗再看见灯也就会流唾液了。这时狗看见灯就会流唾液的现象属于条件反射。可见，条件反射是后天的，是以非条件反射为基础，在学习过程中建立起来的。条件反射需要不断地强化，如果不强化，就会消退。条件反射的建立，使动物的适应能力大大提高。

（五）操作性条件反射

操作性条件反射与经典条件反射的主要区别是在操作性条件反射的建立过程中，总是先有刺激，后作出反应，最后才得到报偿。早期行为学家常常使用所谓的“问题箱”研究操作性条件反射。如果把一只猫放到一个问题箱中，它就会想方设法找出口逃出去，最后可能因为某一个偶然的动作而拉响了一个铃，门便自动打开了。如果使这一过程一再重复，猫便能学会把拉铃和开门联系起来。此时如果把猫放入箱中，它就会为了开门而去拉铃。

（六）试一错学习

动物学会啄食的过程就是一种试一错学习。一只刚出壳的鹌鹑起初什么都啄，但总会啄到一些可食的东西，逐渐它就学会了把看到的某些物体与食物联系起来，直到找到这些东西就啄食起来。在这一过程中，刺激（饥饿）在先，啄食反应在后，最后才得到报偿，这是试一错学习的一种固定程序。借助于试一错学习，再加上对不可食物体的习惯化过程，动物的取食效率就大大提高了。蚯蚓走 T 形迷宫（图 13-6）也是一种试一错学习过程。

试一错学习实际上是以上两种类型条件反射的结合，但以操作条件反射为主。

（七）洞察学习或推理

洞察学习或推理，又称顿悟学习，是动物后天性行为的最高级形式，是利用已有经验去解决当前问题，包括了解问题、思考问题和解决问题，最简单的洞察学习就是解决“绕道问题”，这是高等动物所具有的能力。大鼠、狗和浣熊通过尝试与娇误，多次乱跑乱转，偶然绕开木桩，从而取得食物（属于试一错学习过程）。但黑猩猩和猴在同样的情况下，一次就能解决问题，这一过程是通过推理完成的。同样，对于悬挂在高处的香蕉，黑猩猩懂得将木箱堆叠起来，然后爬上去取得香蕉，这也是一种推理或洞察学习。洞察学习包括回忆以往的经验，来解决现实的问题。

高等动物和人类一样，能够建立经验，能够记忆。例如，在一个饥饿动物的面前放两个相同的碗，让它看到一个碗的下面放有食物，另一个碗是空的，然后过了一些时候，把动物释放出来，让它对移动的碗做选择。但在实验中，必须控制住食物的气味，使动物无法凭嗅觉选择，只能依靠记忆进行选择。试验结果证明，猫和狗一类动物没有这种选择能力，而灵长类则具有这种能力。甚至将它们移开测验场地，然后再带回来，它们还能够识别，选择那个放有食物的碗。可见灵长类显然是有记忆能力的。

总之，动物的学习行为是随着动物的进化，由简单到复杂而发展的。在最低等的动物中，行为是定型的，天赋的，没有学习行为。从扁形动物开始虽然能够学习，但是，扁形动物和其他较高等无脊椎动物的行为仍然是以天赋的、定型的行为为主，即由刺激决定的趋性、反射与本能。在脊椎动物中，学习行为开始更多地出现，但也只有到了哺乳类才逐渐脱离天赋的定型行为。人类的行为主要是学习的、利用经验的行为，终于从刺激决定的行为中解放出来（图 13-3）。

三、动物行为发生的动机

能够引起动物行为改变的因素通常有：外部刺激、个体发育、伤病、学习和动机五个方面。如前面所学过的反射和趋性等行为都是由外部刺激引起的；鸟类发育到一定阶段就会飞，人出生一年左右以后就会走

路；动物足受伤就跛行；动物一旦被烧伤以后就学会了躲避火；动物由于吃了某种食物几小时后生病了，它以后就不会再吃这种食物。

（一）动　机

1. 什么是动机　在外部环境没有发生变化的情况下，动物行为的改变更经常地是由动物体的动机变化而引起的。例如，给母鸡一个鸡蛋，母鸡有时会把它吃掉，但有时却表现为孵卵，虽然两种行为的外界条件一样。产生这两种不同的行为完全是由于动机的差异引起的，前一情况是母鸡正处于饥饿状态，而后一情况是母鸡的孵卵欲望占了上风。

动机是由体内生理状况所决定的一种行动的欲望。这种欲望通过有关的外界刺激就会产生一定的动物行为。在不同的生理状况下表现的行为可能会有所不同。

2. 动机及其行为的特点　动机的变化是可逆的，所以动机引起的动物行为的变化也是一种可逆的过程。动机越强，释放的行为越明显。例如，人不吃食物就会越来越饥饿而产生食欲，但吃饱了就完全恢复到饥饿前的状态，即食欲消失。可逆性是动机产生行为所特有的，对个体发育、病伤和学习过程来说，都是不可逆的过程。虽然动物有时也会忘记它们所学习过的东西，但是学习过的动物与未学习的动物一定是有差异的，学习过程所引起的内部变化是永久性的。

（二）折中行为

动物的各种行为都有它潜在的动机，每一种行为都由它潜在的动机所支配。动物在同一时刻只能发生一个行为，两个行为是不能在同一动物体上同时发生的。当动物同时有多种外界刺激、有多种动机并发生冲突时，要么选择最强烈的那个动机产生行为，要么选择几个同等或相近强烈的动机发生折中行为。像这种由两个或两个以上动机支配下所表现出的动物行为就叫折中行为。比如：你用食物喂鸭子，鸭子看见食物就过来了，想吃食物但又畏惧你，它的行为表现就是走到一定距离就停住不走了，脖子往前伸，腿往后退。这就是明显的折中行为。

第三节　动物行为的基本类型

一、动物的攻击行为

同种动物个体之间发生相互攻击或搏斗叫做攻击行为。同种动物个体为争夺食物、配偶或领地是发生攻击行为的主要原因。如两只猫为争夺食物而打架，两只狗为争夺领域而攻击，两只公鸡为争夺配偶而格斗。

同种动物在相互攻击中一般很少受到伤害。毒蛇在攻击时不使用毒牙；好斗的宝石鱼的攻击已演变成游戏，绝不在对方腹部上咬一口；狼的相互攻击只是一种伪战，败者会主动暴露致命的咽喉部，请对方宽恕，胜者也绝不趁机咬死对方。但在种群密度较大时，生活资源和活动空间严重不足时，也有相互残杀现象。如一个池塘中有过多的蝌蚪时，大蝌蚪会释放毒素杀死小蝌蚪，以此来维持种群的合理密度。

攻击行为尽管使某些个体受到损害，甚至死亡，但对物种的生存和延续是有利的。通过发生攻击行为使动物占有足够的食物和空间，还能使优质基因有更多的机会得到延续。

二、捕食行为和贮食行为

（一）捕食者和捕食手段

各种动物捕捉食物的手段五花八门，他们的食性也多种多样。以下介绍三种主要的捕食手段：

1. 直接捕食　草履虫依靠纤毛摆动造成漩涡，使浮游生物集中于口沟。水螅能用触手捕食小生物。涡虫利用化学感受器猎取食物。脊椎动物捕食方式更是多种多样。猫依靠嗅觉寻找鼠窝，依靠视觉追捕老鼠。非洲猎豹追捕羚羊，狼追捕羊也都是依靠视觉和嗅觉。有一种蝙蝠能依靠听觉选择并捕捉青蛙。响尾蛇有灵敏的红外感觉器，能感知温血动物的来临。

2. 诱捕　例如，深海鱼类（如一种安康鱼）口内有发光器，能开关自如，可诱引小动物入口；有一种海龟

能用自己的舌头作为诱饵诱捕小鱼；投索蛛释放一种类似性信息素的物质来吸引雄蛾，并用丝质投索将其捕获。

3.用工具猎食　达尔文在南美加拉帕戈斯群岛上发现一种啄木地雀能用仙人掌的刺从树干中剔出昆虫；黑猩猩能用草梗从白蚁窝中钩出白蚁；埃及一种秃鹫能用石块打破鸵鸟蛋食用等。

（二）贮食行为

很多动物都以休眠的形式来适应外界环境条件的不利变化。但很多哺乳动物和几乎所有的鸟类却不休眠，一些不休眠的哺乳动物必须贮存足够的食物才能安全度过不利的时期。贮食行为在啮齿动物得到了最高度的发展，它们在冬季前要贮存大量的果实和种子，以备食用。但贮食行为并不限于生活在温带区的动物，甚至在热带森林中，啮齿动物也表现出贮食行为，如拉美刺鼠、长尾刺鼠等。

贮食行为的发生原因多种多样，有的是出于一种生理倾向，如金仓鼠具有强烈的贮食行为，即使贮存的食物已足够食用，它们还是无休止地工作。有的是因为气温的下降或日照的缩短而引起的贮食行为；有的动物如一些山雀的贮食倾向会随所处的海拔高度的增加而增加；有的动物，如猫头鹰、豹、虎和狐狸等在捕到较大的猎物不能一次吃完时，也常常把一部分猎物贮存起来。

总之，在食物数量波动较大的地方，特别是在气候严酷的地区，动物的贮食行为是很常见的。有些动物即使是在非饥荒年份也本能地贮存食物，这不能不说是一种高度的适应性，因为在食物丰收之后，接着到来的往往是欠收和饥荒。因此，有贮食行为动物，意味着其生存环境存在周期性的食物短缺。

三、动物的防御行为

（一）防御行为的概念和类型

防御行为是指任何一种能够减少来自其他动物伤害的行为。防御行为可以区分为初级防御和次级防御两大类。初级防御不管捕食动物是否出现均起作用，它可减少与捕食者相遇的可能性；而次级防御只有当捕食者出现之后才起作用，它可增加和捕食者相遇后的逃脱机会。初级防御和次级防御的概念只适用于种间防御而不适用于种内，但同种个体之间的防御与次级防御有很多相似之处。下面分别介绍 10 种具体的防御方法。

（二）初级防御

1.穴居或洞居　很多动物过着穴居或洞居的生活，使捕食者很难发现它们。但这种生活方式也给它们带来了觅食和寻找配偶的困难，通常有两种办法可以克服这一困难：第一，终生都生活在地下或洞穴中，形成极为特殊的习性和食性（如蚯蚓和鼹鼠），如夜出、腐生等；第二，至少有部分时间在开阔地面生活，如野兔于晨昏和夜晚来到地面觅食，而在易被捕食动物发现的白天则躲藏在洞穴中。

2.隐蔽　隐蔽的方式有保护色和静伏。

（1）靠保护色的隐蔽　保护色就是某些动物所具有的与环境背景色相同或相似的体色。如生活在青草地面上的蚱蜢体色通常是绿色的，水体表层中的浮游动物常常是透明的，这些都属于保护色。实验已经证明，与背景色一致的鱼类和昆虫遭到鸟类捕食的机会小得多。

（2）靠保护色并且静伏不动的隐蔽　这是一种极有效的防御方式。很多种蛾白天静伏在与体色相同的树干上一动不动，一到晚上便飞出觅食和寻偶；天亮前，它们纷纷飞到与自己体色相同的地点把自己隐蔽起来。

有些动物还能靠改变体色来取得更好的隐蔽效果，如大菜粉蝶和凤蝶的幼虫，在绿叶丛中化成的蛹呈绿色，而在棕色叶丛中化成的蛹则是棕色的。北极地区的哺乳动物和鸟类每年可变色两次：夏季时雷鸟、银狐和雪兔羽毛或体毛是褐色的，此时它们在岩石和稀疏的植丛中栖息和觅食，但到冬季时，就会换成洁白的羽毛或体毛，与雪地混为一体。因此它们在两个季节都能隐蔽自己。比目鱼、变色龙和乌贼都有很强的变色能力，随时都可使它们的体色与背景色相匹配。

（3）隐蔽的相对性及其对策　靠隐蔽进行防御的动物可能会遇到其他问题，如捕食动物常常靠形成“搜寻印象”来提高捕食效率，即捕食动物只要找到了 1 个猎物（可能出于偶然），就会熟悉这种猎物的栖息地点，从而能够更容易地找到其他猎物。对付捕食者搜寻印象的一种办法就是形成多态，这就是说，同一物种可以包含几个不同的色型，如果捕食动物对一种色型形成了搜寻印象，能够有效地捕杀这一色型的个体，其

他色型的个体便能避免被捕杀。例如：禾古铜弄蝶的幼虫有两种色型，它们的颜色和行为都有所不同。

3.警戒色　有毒的或不可食的动物往往具有极为鲜艳醒目的颜色，这种颜色对捕食者具有信号和警告的作用，能使捕食者见后避而远之，这种体色就叫警戒色。一个典型的例子是胡蜂和黄蜂，它们的身体有黑黄相间的醒目条纹，其作用不是隐蔽自己，而是起到警戒的作用；当它受到攻击时则用毒刺进行攻击。可见，警戒色是属于初级防御，而毒刺则属于次级防御，当初级防御无效时就使用次级防御。

具有警戒色的动物具有群居生活和运动缓慢的特点。每一个捕食动物在学会回避警戒色以前，至少得捕食1个具有警戒色的猎物。当尝到了苦头后才能学会回避它，这就是条件回避反应。很多脊椎动物都形成了条件回避反应。在无脊椎动物中只有章鱼能够学会不去攻击壳上带着毒海葵的寄居蟹，其他无脊椎动物（包括昆虫）目前尚无形成条件回避反应的记载。由于捕食动物在学会回避警戒色以前必定会先弄死一些猎物，所以真正受益者不是这些受到攻击的个体，而是与受攻击个体生活在一起的其他个体。少数个体受害使大多数个体获得了安全，这一点可以解释为什么具有警戒色的动物总是过着群居生活。此外，警戒色动物的运动通常都很缓慢，这有利于捕食动物的取样和经常看到它们，从而可不断强化所形成的条件回避反应。

4.拟态　一种动物如果因在形态和体色上模仿另一种有毒和不可食的生物或非生物而得到好处（主要是生存和安全上的好处），这种防御方式就叫拟态。如果是2个有毒的物种彼此互相模拟，双方就都能得到好处，因为它们将共同分担捕食动物在学习期间所造成的死亡率，这比单独一个物种在不互相模拟时被捕食动物弄死的数目要少，这种拟态就叫缪勒拟态。如果是一种无毒的动物模仿一种有毒的动物，这种拟态就叫贝次拟态，最著名的例子是可食的副王蛱蝶在外貌上模拟不可食的普雷克希普斑蝶。这两种蝶在分类上属于不同的科（即蛱蝶科和斑蝶科）。在贝次拟态中，模拟物种无疑可以获得好处，而被模拟物种呢？如果模拟者的数量很多，那就会使捕食动物发生错觉，被模拟的物种生存机会就会因此而下降。

（三）次级防御

1.回缩　回缩是洞居或穴居动物最重要的次级防御手段。野兔一遇到危险便迅速逃回洞内，有壳动物（如软体动物和龟鳖）将缩入壳内，有刺动物则滚成球或将刺直立起来保护其软体部位。回缩的不利之处是暂时无法取食，而且无法知道捕食动物是不是已经走开。

2.逃避　某些动物遇到敌害时，会采取一定方式迷惑捕食者，趁机逃走，这样的保护性适应方式叫逃避，又称逃逸、逃遁。

蜥蜴会断尾来逃生。乌贼喷出墨团趁机逃逸。黄鼬能以臭气退敌。蝙蝠靠发出超声波发现夜蛾，夜蛾则靠腹部前端两侧的感受器感受刺激并了解蝙蝠的距离和方位，以便逃避。有时动物在逃跑时会突然展示出鲜艳的色斑，而在静止时这些色斑是隐藏着的，这种体色就是闪耀色。例如：稻田中的稻蝗停在水稻叶上全身是绿的，一旦遇到惊扰它就会突然展出樱红色的后翅，使捕食者吓一跳，从而争得了逃跑时间。稻蝗一停在水稻叶上，闪耀色的后翅就会隐藏在前翅下，虫体也就好像突然消失了。

3.威吓　不能迅速逃跑或被捉住的动物往往采取威吓手段进行防御。灯蛾会突然展开双翅，将腹部的红色或黄色斑点暴露出来，同时还从胸部排出一种难闻的黄色液体，以此提醒捕食者，如若继续攻击自己会吃苦头。蟾蜍在受到攻击时会因肺部充气而使整个身体膨胀起来，给人一种身体极大的虚假印象。食肉目动物多以提上唇、露犬齿，并发出鸣叫来驱敌。乌鸦会聚众乱叫以御敌。

4.假死　有些捕食动物只攻击活动中的猎物，所以很多动物都靠假死习性逃避捕食动物的攻击。如很多甲虫、螳螂、蜘蛛和哺乳动物中的负鼠等都有假死现象。通常这些动物只能短时间保持假死状态，之后便会突然逃走或飞走。

5.转移捕食者的攻击部位　很多动物是通过诱导捕食动物攻击自己身体的非要害部位而逃生的。环鹬常常靠分散捕食者注意力的炫耀行为来保卫自己的巢和雏鸟，当捕食者接近鸟巢时，亲鸟会装作受伤的样子垂翅奔走，待到把捕食动物吸引到远离鸟巢时便会突然腾空飞走。在眼蝶前翅的顶部生有一个小眼斑，当眼蝶停下来时，除了眼斑外其他部位都是隐蔽的，过几秒钟以后才把眼斑隐藏起来。如果有一捕食者一直在注意着眼蝶的行动，当眼蝶停下来时，捕食者将首先攻击它的小眼斑，眼蝶留下一个残翅后逃脱。

另一种转移攻击的方法是诱使捕食者攻击那些可以牺牲和有刺激性的部位。例如：海蛞蝓生有鲜红的乳突，如果它受到骚扰，这些乳突就会随处摆动，鱼类便会叮咬它们，乳突被咬掉后还可以再生，但是由于乳突含有刺细胞和腺体分泌物，所以捕食者会把它们丢弃，以后就不会再攻击它。很多蜥蜴在受到攻击时会

主动断尾(尾可再生),让捕食者从攻击中获得一定的好处,而蜥蜴得到了逃逸。

6.反击　一个动物在受到捕食者攻击时的最后防御手段,就是利用一切可用的武器(牙、角、爪、毒刺、分泌有毒物质等)进行反击。

大部分动物在被捕捉后都会进行反击,也许你会问:雄鹿可用角反击捕食者,雌鹿更需要武器保卫幼鹿,但它们为什么没有角呢?这是因为鹿角主要是用于种内竞争的,只是偶尔用于反击捕食者。牛遇到敌害时,成年的个体会围成一圈,头朝外,把幼体保护在中央,用角御敌。三刺鱼的背刺和侧刺在正常情况下是平放的,这样不会妨碍它游泳,但它一旦被捕食者抓住,刺就会直立起来扎伤捕食者的口部,迫使捕食者不得不把它放弃。很多鳞翅目幼虫全身有毒毛,可用于防御蚂蚁的攻击。

四、动物的社群行为

(一)什么是社群行为

动物的社群行为是指同种生物个体之间除繁殖行为以外的一切形式的联系。又叫社会行为、群体行为。社群行为的最简单形式是同种个体的集结和共同行动,没有分工和地位的差异。如集群迁飞的蝗虫,结队而游的鱼,成群觅食的麻雀。社群行为的高级形式是集群的成员出现地位的差异和彼此的分工合作。如一个蜂群,有蜂王、雄蜂和工蜂,它们形态不同,分工不同,地位也不同。人类、猴、猩猩等都有社群行为。

(二)社群行为的意义

社群行为有两方面的生物学意义:①保护群体成员,免遭捕食或伤害;②提高获取食物的可能性;③提高交配机会。

1.社群行为对被捕食者的意义

(1)不容易让捕食者发现　因为一个捕食者要想找到一个动物群体要比找到单独活动的一个动物更难。并且,群体中的幼小动物往往可以得到成年动物的有效保护,不易被捕食。

(2)警觉性的提高有助于及早发现捕食者　在一定的个体数量范围内,组成群体的个体越多,捕食者被及早发现的可能性也就越大,整个种群的动物用于警戒放哨的能量和时间相对也就越少;同时,如果一个动物能够觉察到它的一个同伴发现了捕食者,那么它就会由此而获得好处。另外,在一个动物群体中,如果某些个体具有较强的警惕性,那对全群都会带来好处。当一个种群数量达到一定数值时,种群数量的增加对及早发现捕食者就不再有促进作用。

(3)稀释效应　鸵鸟社群的增大虽然只能使警觉性稍有增加,但却可能大大减少每一个个体被狮子吃掉的可能性,因为狮子在每一次攻击时只能杀死一只鸵鸟。对于任何一种捕食动物的攻击来说,猎物群越大,其中每一个个体被猎杀的机会也就越小,这样,一些动物个体就会由于同其他同种动物生活在一起而得到保护,这就是所谓的稀释和保护效应。

(4)集体防御　如果被捕食的动物并不比捕食动物小多少或具有专门的防御武器,那么有时靠几个或更多个体联合一致地行动,就可以抵挡或挫败捕食动物的进攻。例如,麝牛的御敌方法是:当它们受到狼群的围攻时,便围成一圈,把易受攻击的个体(如牛仔、母牛)保护在中间,身体强壮的雄麝牛则在最外层,头一致朝外,把角对着狼群。

(5)迷惑作用　如果一个捕食者,既未被猎物觉察,也未受到猎物群的抵抗,那它仍然面临着选择哪一只猎物作为攻击目标的问题;很可能当它开始追捕的时候,同时会有几只猎物朝着不同的方向奔跑;这时,捕食者常常受到迷惑,不知去追逐哪一只更好,结果很可能丧失了捕食良机,一无所获。如果猎物群太大,奔跑时太拥挤,相反会有利于被捕食。

(6)社群大小对个体安全的影响　正如前面所讲的那样,社群生活会给被捕食动物带来各种好处。这些好处有些在动物群较小时更适合,有些在动物群较大时更有利。图13-7是一个捕食者和它所捕食的一个小猎物群,该图表明,捕食成功率将受各种因素的影响,而且表明了这些因素是如何随着猎物群的大小而发生变化的。从图中可以看出下列几点规律性的东西:

① 捕食者发现猎物群的概率将随着猎物群大小的增加而增加(线a);

② 在捕食者接近猎物群的过程中,其不被猎物群及早发现的概率将随着猎物群大小的增大而急剧下降(线b);

③ 当猎物群很小时,捕食动物的攻击很难用猎物的集体防御来阻止(线c);

④ 当猎物群较大时，捕食动物很难专注于其中的一只猎物而不受其他个体的迷惑（线d）；

⑤ 捕食动物猎食成功的总概率决定于上述各个概率值的乘积（线e）。

2. 社群行为对捕食者的意义

（1）通过信息交流更快地找到食物　这种社群行为有助于个体间的学习，提高觅食能力，如幼年动物向成年动物学习，不知食物来源的动物向熟知食物来源的动物学习等。

（2）提高猎食成功率

① 集体捕食更容易成功　捕食者一旦发现了猎物，就会面临将其捕获的艰巨任务，由于猎物都具有逃避捕获的种种适应，所以单个捕食者在狩猎中常常失败，但两个或更多捕食者一起捕食往往更容易成功。而且，集体合作还可以捕捉较大的猎物并提高猎物的利用率（图 13-7）。

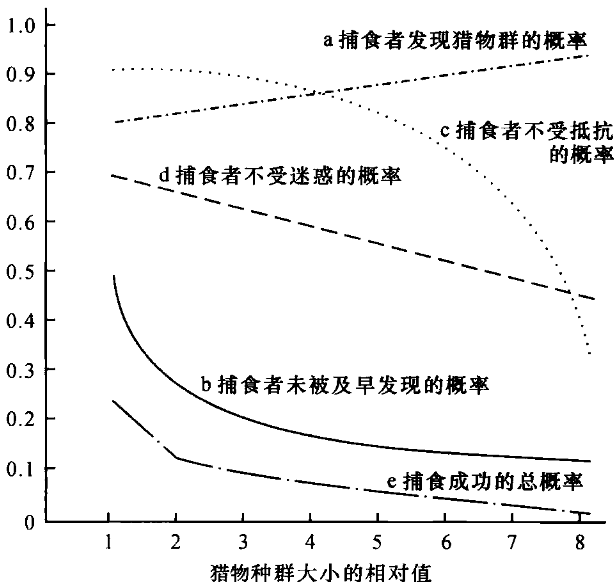


图 13-7　猎物种群的大小对捕食者捕食成功率的影响

在大型食肉类哺乳动物中存在着一个引人注目的现象，即群居性种类所捕食的猎物往往比较大。例如：狮子、斑鬣狗和狼是集体猎食的种类，它们所捕杀的猎物常常可以比它们自身大好几倍；而独居性的猫、狗通常只能猎取比它们自身小的猎物；小群的野狗只能杀死角马的幼马和瞪羚，而大群的野狗就可以杀死成年斑马。

集体打猎虽然捕获量大，但每个动物分得的份额比单个动物打猎时获得的食物量是多了还是少了。有人进行了如下研究：2 头狮子合作打猎，每天每头狮子的食物量比一头狮子独立打猎所得的食物量多，但是 3 头以上狮子打猎时，每头狮子所得的食物量却比 2 头狮子打猎每头狮子所得的食物量少。实际上狮子打猎时，大多成 3 头以上的集群，因此集体打猎在能量收入上对狮子是不合算的，但是狮子却仍然以集体打猎为聚集的主要手段。这是因为：a. 单独行动时，遇到大的对象难以成功，甚至有被击败的危险；即使成功了，一次吃不完又无法保存，只好听任别的狮子偷吃。所以，与其被偷吃，还不如和偷吃者联合起来，共同出力，各得一份；b. 如果是和自己的子女或配偶一同捕猎，分享成果，有助于自己的基因得到延续。

② 集体捕食有利于在与其他物种的捕食者竞争共同食物时取胜　例如，狮子和鬣狗常为一只自然死亡或被猎杀的兽尸而发生争斗。在这种争斗中，单独一只鬣狗绝不是一只狮子的对手，但一群鬣狗就能够把一只狮子从兽尸处赶跑；另一方面，一群狮子又能把一群鬣狗赶走。

3. 混种群体的意义　例如，狒狒和高角羚常常生活在很大的混种群体中，原因之一是可以提高它们及时发现天敌的能力。狒狒有极好的听觉，而高角羚有敏锐的嗅觉，两物种的色觉范围又各不相同，这些能力的结合就可以大大提高整个群体的警觉性。

又如，牛鹭和牛生活在一起可以费较少的力气而获得大量的食物，因为它们所捕食的昆虫是受牛的惊扰而暴露出来的。

（三）优势等级

1. 优势等级系统的形成过程　在动物集群中，特别是在鸟、兽等集群中，常常存在着复杂的等级系统，这些等级是在个体间的战斗较量之后，根据强弱而形成的。一个个体居于最高等级，其余个体顺序排列而成一个优势等级系统。一旦达成了优势等级系统，动物就各就各位不再战斗了。在优势等级中，每一个动物都有它一定的地位，一旦确定了等级，等级低的似乎完全接受它的地位，不但不再竞争，甚至还努力靠近等级高的动物并从中得到保护。居于从属地位的动物，一般都安于它的地位，它们可以离群，另立门户，但是这种情况很少。如果一只狒狒离群而去，很可能会被肉食者捕食。

例如，在一群狒狒中，有一个狒狒地位最高，它享有一切的优先权，如优先选择睡眠地点，优先选择食物，优先与发情的雌狒交配，还可威吓等级低的狒狒。排列第二的雄狒狒可享受仅次于最高等级的待遇。

雌狒狒有时也可排列等级。

又如，群居的鸟类也分等级。一群母鸡中，总有一只居于优势地位。在啄食时，如果其他母鸡略有不驯，竟敢在它旁边啄食，它必啄击这只母鸡，而这只母鸡必不抵抗，唯有急速逃跑。如有新加入的母鸡，开始时它总处于较低地位，只有通过几次较量，才能取得符合它实力的等级地位。公鸡也按实力排出等级，公鸡一般不啄击母鸡，高等级的公鸡能优先与母鸡交配，等级越低越无优势，甚至无机会交配，不能传递基因。

再如，群居的昆虫也有优势等级的现象。蜜蜂、马蜂、蚂蚁中，雌性中的个别个体处于最高等级。蜜蜂群体中，在大蜂房中自小吃蜂王浆长大的雌蜂发育最快，性成熟后成为蜂皇，并分泌性抑制外激素，使其他尚未性成熟的雌蜂停止发育而成为工蜂。在马蜂种群中，每年春季，几只雌蜂可一同采集材料筑巢，同时它们之间会展开厮杀，战胜者成为最高等级地位，可以向从属的雌蜂索食，甚至可以把从属雌蜂所产的卵杀死或吃掉而独霸繁殖权，把全巢发展成它的一个家族。

2. 影响竞争实力的因素　对于脊椎动物来说，获得高级地位实力较量则与性激素的分泌有关。给雌鸡注射激素，它的实力加强，等级就会提高；摘除卵巢，它的等级地位就会下降。居于高等级的雄性恒河猴，血中睾丸酮的含量比战败的雄猴高。

3. 优势等级系统形成的意义　优势等级系统的形成，可以避免不必要的竞争，有更多的时间、能量来猎取食物和繁殖后代；同时可以使优质基因得到传递和延续。这样，物种就能够更好地适应环境而得到进化。

（四）昆虫的社会性

蜜蜂、蚂蚁、白蚁都是社会性昆虫，它们主要靠外激素来调节社会中个体的行为。昆虫外激素有性外激素、性抑制外激素、告警外激素、追踪外激素和聚集外激素等。通过这些外激素的调控作用使一个昆虫社会秩序井然，社会的平衡状态得到保持。

一切社会性昆虫都是起源于独居的昆虫。在现在的蜂类中可以找到从独居到复杂社会的各阶段代表。昆虫的社会性分工是一种生理上的分工。

1. 马蜂的初级社会　一个马蜂的种群是一个初级的昆虫社会，社会水平很低。每年秋季，雌蜂和来自其他蜂群的雄蜂交尾，然后雄蜂死去。第二年春天，多个雌蜂一同筑巢，并在巢室中产卵。与此同时，这些雌蜂互相战斗争夺最高等级。等到优势等级的社会建成后，最高等级的一个雌蜂就垄断产卵权，其余雌蜂如不飞走，只能处于从属地位，它们产的卵甚至可被最高等级的雌蜂吃掉；它们可参加哺育幼虫的工作，也可“游手好闲”不工作。到了秋天，最高等级雌蜂产生未受精的卵，这些卵发育成雄蜂，此时不工作的雌蜂和雄蜂都飞出，分别和其他蜂巢的雄蜂和雌蜂交尾，雄蜂死去，雌蜂过冬，来年再筑新巢。

所以，马蜂社会不是永久的，一到冬季，蜂群就解体，第二年春天，雌蜂重新筑巢产卵。蜂群中没有明确的分工，所有雌蜂都有产卵的能力，只是由于优势等级，多数雌蜂不允许产卵而已。

2. 蜜蜂的社会　蜜蜂群比马蜂群大得多。蜜蜂种群存在生理分工，即工蜂、蜂王和雄蜂。其中，一个蜜蜂种群的工蜂最多，可有 30000～40000 之多；雄蜂很少；能产卵的雌蜂只有一个，即蜂后（或称蜂王）。

在蜜蜂种群中，由未受精的卵细胞直接发育而成的是雄蜂，由受精卵发育而来的是雌蜂。其中，如果受精卵产在六角形的蜂室，孵化出的幼虫主要以含糖多、含蛋白质少的花蜜为食，最终发育成工蜂；如果受精卵产在大而高的蜂室或“王宫”之内，孵化出的幼虫主要以富含蛋白质的王浆为食，结果发育成为有高度生殖力的蜂后。

（1）工蜂　刚羽化的工蜂的工作是清理蜂室，喂养幼虫。工蜂头部有分泌“王浆”的腺。约一周后，工蜂腹部的蜡腺发展起来，就开始了筑巢的工作；此期的工蜂另一任务是“门卫”。它们常徘徊于蜂巢入口的内外，以触角来辨认来者。如果来者是本巢的蜂，信号相符，即放入。如果是异巢蜂或其他动物如黄蜂等，它们即以毒刺将其杀死，而工蜂自己也常因失去毒刺而死去。这是很突出的“利他”行为。工蜂生长到三周以后，即开始出外采集花蜜和花粉，约 6 周后老死。工蜂没有产卵的能力。

（2）蜂后　蜂后能分泌各种外激素，其中的性抑制外激素能抑制工蜂卵巢的发育，使工蜂不能发育成为蜂后，同时还有阻止工蜂筑造王宫，培育新蜂后的作用。如果蜂后死去或失踪，外激素没有了，工蜂很快就会察觉，并很快扩建蜂室成为高大的王宫，同时以王浆饲养王宫中的幼虫，培育新的蜂后。

（3）雄蜂　不能采蜜，交尾后再无用处，到了秋季，即被工蜂刺死或逐出巢外而死。

（4）分巢　又称分蜂。春季，花开茂盛，食物丰富，新的工蜂大量产生。这时，蜂后分泌的外激素不足以控制全巢。工蜂就建筑王宫，给王宫中的幼虫提供王浆，于是新的蜂后产生，这时蜂群就可分为两群，称为

分巢。老的蜂后即率领一部分工蜂飞走，群栖于树梢或檐下，待找到适宜地区时即另筑新巢，继续产卵，重新建成蜂群。在老的蜂后飞离时，王宫中的新蜂后羽化成长，它在一部分工蜂保护之下飞出蜂巢，开始"旅行结婚"。在飞行时，蜂后分泌性外激素，引诱异巢雄蜂前来交尾。蜂后一生只作一次"旅行结婚"，但就在这个过程中可与多只雄蜂交尾。蜂后返回蜂巢后，一生唯一的任务就是产卵。蜂后一次飞行所接受的精子均储存于纳精囊中，可供一生 5 年到 7 年之用。

(5)蜜蜂的语言　蜜蜂采蜜的效率极高，这主要是因为蜜蜂有一个十分复杂的通讯系统之故。这是奥地利著名生物学家 Karl von Frisch 通过 20 年艰苦研究才发现的。这一复杂的通讯系统指的是蜜蜂在蜂巢面上的"舞蹈"，其中包括蜜源的距离、所在的方向、食物的性质和质量等多种信息。当一只工蜂发现一处丰富的蜜源时，它就在蜂箱中垂直竖立的蜂巢面上"舞蹈"，以这种方式向蜂房中的其他蜜蜂通报它的发现。

如果食物就在附近(约 60m 以内)，蜜蜂就跳"圆舞"(图 13-8c)。蜂巢内是黑暗的，蜜蜂看不见舞蹈，但能跟随舞蹈者的舞步和扇翅来感受信息，同时还可从舞蹈者口中尝到它所采食物的味道，从它身上嗅到蜜源的香气和它腹部分泌的挥发油气味，这些追随者收到了信息后就出巢而向各个方向飞去。它们找到蜜源后，就带着花蜜或花粉飞回巢中，将采集物储存于小室中，又跳起圆舞，招引更多同伙再去采集。

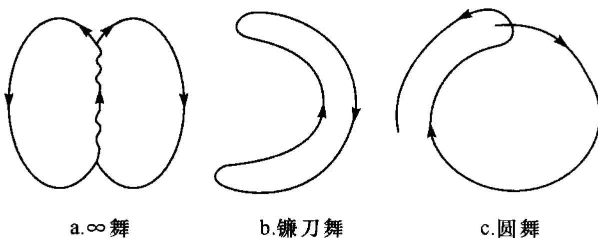


图 13-8　蜜蜂舞蹈通讯的三种主要类型

如果蜜源距离较远(80m 以上)，蜜蜂就跳"摆尾舞"(图 13-8a)，舞步构成横的 8 字形。当蜜蜂沿着∞字竖轴舞蹈时，它会发出清晰的声音，并且腹部向两侧摆动。舞蹈时，∞字竖轴与重力线的夹角，与太阳光方向和通向蜜源的最短飞行方向之间的夹角相等(图 13-9)。舞蹈的次数和动作的强度还可以提供蜜源丰富程度和含糖量的信息。蜜蜂的行为丰富多彩，然而几乎全是先天固有的，是遗传所决定的。

3. 蚂蚁　蚂蚁是另一种分布很广的社会昆虫。它们和蜜蜂一样，有生理上的分化。一窝蚂蚁中最多的是没有生殖能力、孜孜不倦、工作一生的工蚁，此外有少数专门产生精子与雌蚁(即蚁后)交配的雄蚁，还有几个专门产卵的雌蚁——蚁后。工蚁生来无翅，一生不飞行。几个蚁后共处一窝，相安无事，这是与蜜蜂不同之处。有些蚂蚁还有进一步的生理分化，即除不能生殖的工蚁外，还有不能生殖的兵蚁。兵蚁头大、颚锐利，专司保卫蚁窝的职责。每年一定季节，雄蚁和新生雌蚁飞出，雌蚁和多个雄蚁交配后落下。雄蚁完成任务后，不能回窝而死。雌蚁中一部分仍回老窝，其余分别躲到石缝墙角，翅脱落，不活动，也不取食，等到体内卵子成熟时，即开始产卵。第一代幼虫由雌蚁自己哺育。雌蚁虽然一直没有取食，却仍能哺育幼虫。其原因是：雌蚁翅脱落后，与翅相连的肌肉退化并水解，作为营养物质供给幼虫利用。等到幼虫成蛹、再变态而成工蚁后，雌蚁就不再负哺育幼蚁的责任而专门产卵，直到衰老死亡为止。

生物界彼此的关系十分复杂，一个小小的蚂蚁窝中可有多种动物以及真菌等生活其中。蚂蚁的行为也很复杂，如它们能保护蚜虫，用它们的触角拍打蚜虫尾部，使蚜虫排放汁液，供它们吸吮。它们还能将蚜虫"驱赶"到植物枝叶上，使蚜虫获取食物，这简直就是蚂蚁的"牧业"活动。有些蚂蚁能种植真菌。它们将树叶、动物排遗物等运到窝内，嚼碎铺平，让真菌在上面生长，蚂蚁就以这些真菌为食，这又可算得上是蚂蚁的"农业"了。有些真菌只能在蚁窝中，在蚂蚁的培育下生长，所以蚂蚁和这些真菌是共生的关系。热带还有些蚂蚁战斗能力很强，它们竟能把身体较小的其他种蚂蚁的蛹大量俘到本窝，这些蛹羽化成蚁以后就承担起这一窝的采集食物、培育幼蚁等工作。

4. 白蚁　白蚁属于等翅目中的一种社会性昆虫，是热带的害虫，以树干、建筑物的木材为食。热带白蚁的窝很大，每窝中也有蚁后、工蚁和兵蚁之别。白蚁的社会性组织与蚂蚁很相似，可算是一种趋同进化。我国云南、广东等地有白蚁，云南有一种白蚁与一种蕈菌有共生关系。

(五)脊椎动物的社会性

不少脊椎动物是群居的、社会性的。但脊椎动物社会，唯有裸鼹鼠与社会性昆虫一样都是生理上的分工，这可算是一种趋同进化。其他脊椎动物的社会性只是等级上的区分，绝不存在生理上的分工。例如，在猴群中，猴王与其他猴子在生理上是完全一样的，都有生殖能力。两栖动物的树蛙、雨蛙和蛙等，爬行动物的蜥蜴、避役、壁虎等都有一定的社会组织，或暂时性的社会组织。而鸟类和哺乳类的社会性更为高级和复杂。

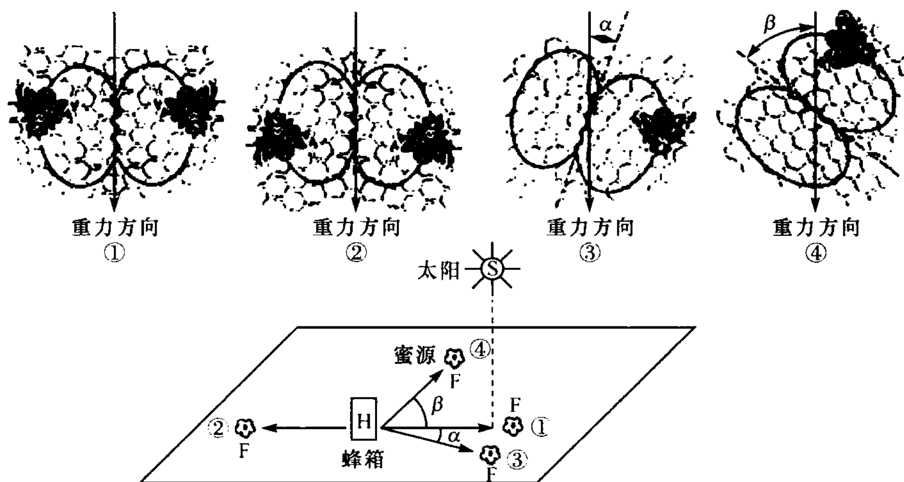


图 13-9　蜜蜂在蜂箱中跳八字舞时走中间直线的方向与蜂箱(H)、食物(F)和太阳(S)三者相对位置的关系

1. 裸鼹鼠的社会性　裸鼹鼠产于非洲肯尼亚、埃塞俄比亚等地，体小，重不过五六十克。它们在地下掘成复杂的隧道，中央密切关系处是它们的居室。每群裸鼹鼠有一只相当肥硕的王后和几只雄鼠，其余无论雌雄均为工鼠。工鼠可能受王后尿中外激素的抑制而失去了生殖能力，它们的任务是采集食物，天冷时紧靠为王后保温，挖掘隧道等。

2. 鸟类的社会性　很多鸟类都是父母带着它们的子女构成一个家庭，在它们的领地上筑巢生活的。子女长大后，有的便飞走，另找配偶而成立新的家庭；也有的留下成为父母的助手，帮助父母保卫领地、报警，甚至扩充领地。等父母死后，助手可"继承"领地而建立自己的家庭。

有些鸟类社会不是由一个家庭组成的，而是由几只雌鸟共同组成的。它们在同一巢内产卵，共同抚育雏鸟，而成为多血统的家庭。但是由于优势等级的存在，占据最高地位的雌鸟常排斥其他雌鸟产卵。例如，一种群居的杜鹃，最高等级的雌鸟最后产卵，在产卵时，它可把其他雌鸟所产的卵推出巢外，腾出地方以便自己产卵。所以杜鹃的家庭虽然是多血统的，但大多数成员还是来自一个母亲的。

3. 哺乳动物的社会性　兽类社会有多血统的，如某些蝙蝠，它们成群居于山洞之中，每群有多个雌性蝙蝠，它们可在同一地方产仔，也可不分彼此地共同哺乳。很多灵长类如猿猴等都成大群，有多个能生育的雄性和雌性动物。生活于非洲潮湿富饶草原上的一些狒狒，每群可多到百十只，但是等级优势在这里有重要作用，最高等级的雄性有和任何雌性交配的权力，其他雄性动物只能屈服，否则就离群出走；雌性的等级优势不显著。也有很多兽类社会是由一个家庭构成的，如狐猴及长臂猿的小家庭，只有父母和它们的子女。此外，狼、非洲野狗、黑熊、狮子等也都是社会性动物。

五、领地和领地行为

(一)领地和领地行为的概念

很多动物有在生活领域内占领一块土地或空间作为个体或集群生活和繁殖的场所的行为。它们占领的土地或空间称为领地，如果有他种动物或本种但不属于本种群的动物入侵时，领地主人就要以各种方式把入侵者驱赶出去。这种占领领地并加以保卫的行为称为领地行为。

领地有三个主要特征：①领地是一个固定的区域，其大小可依时间和生态条件的不同而有所调整；②领地是受领地占有者积极保卫的；③领地的使用是排他性的，即它是被某一个或一群个体所独占的。相邻的领地一般是不重叠的，如果重叠也是少量的和暂时的。

(二)领地的类型

领地有多种类型，最普通的领地可称为生活一生殖一育幼领地，如麻雀、莺等和三棘鱼等动物的领地属于这种类型，这种领地的主人在这里既取得食物，也繁殖和抚育它们的子孙。有的领地是只用于筑巢孵卵

的，称为育幼领地，如在海洋上空飞翔的鸟所占领的领地就是属于育幼领地。南美洲小美饰鸟的雄鸟在树林中占据一二棵幼树，用于招引雌鸟并与之交配，这种领地称为生殖领地；雌鸟交配后离开雄鸟，自己觅地筑巢产卵，雌鸟的这种领地又属于育幼领地。

（三）领地的大小

不同动物的领地大小一般是不相同的。杨树上的蚜虫，领地最大不超过一片叶；麻雀领地最大不超过4000m^2，最小也不小于2000m^2；较大的鹡鸰可占领河岸600m长的地区。

（四）领地的标记与守护

1.领地的标记　领地一般都是雄性动物创建起来的。有时雌性动物也参加抵御外侵的战斗。领地虽然没有"界桩"，看不见清楚的界限，但领地主人却熟知它的边界并以适当的一种或同时几种方式进行标记，以避免同种其他个体的入侵。标记的方式常见的有以下四种：

（1）视觉标记　领地占有者常常借助于一些明显的炫耀行为来让其他动物认清自己的领地。譬如，一种色彩鲜艳的雄蜻蜓总是从几个固定的停歇地点起飞，然后沿着它的领地边界作引人注目的领地巡视飞行，以作告诫。

（2）声音标记　会鸣叫的动物，譬如鸣禽和海豹、吼猴、长臂猿、猩猩、青蛙、蜥蜴和有些鱼类，通过鸣叫来标记自己的领地，尤其是鸣禽在占领了领地之后鸣叫的频率显著增加。

（3）气味标记　嗅觉发达的动物常常用气味来标记自己的领地，这些物质可以是尿、粪便、唾液，或某种特殊的腺体分泌到空气中或涂抹在一些物体上的气味物质。

（4）电标记　会产生电的动物，如某些鱼类能够通过放电来标记它们的领地。

2.领地的守卫　领地的主人可以用鸣叫、气味、姿势等方式来警告周围的动物，使之不敢入侵，如有入侵就难免发生战斗，蟋蟀就常因领地之争而战斗。1972年Peek提出保护领地一般采用三道防线：

（1）用鸣叫声作警告　这对远距离的潜在入侵者有提醒和驱赶作用。

（2）展示武力来驱赶　当来犯者不顾警告非法侵犯到领地边界时，领地占有者便采取各种特定的姿势来炫耀自己的能力，以达到驱赶的作用。

（3）利用武力来驱赶　如果入侵者仍坚持侵犯领地的话，领地占有者便采取攻击行为来捍卫领地。

（五）领地的作用

1.领地的占有是求偶的资本，甚至会促进生理发育。如果雄性动物没有领地，它往往找不到配偶，因而失去繁殖后代的机会。有些鸟如澳洲喜鹊，如果找不到领地，它生理上都要受影响，不能性成熟。

2.领地不仅能让主人及其配偶、子女拥有一个生活空间，还能为主人的一家提供充足的食物和提供良好的保护。

3.领地为雌性动物提供了一个安全的孵卵、育幼的良好场所。

六、繁殖行为

动物的繁殖行为可区分为性行为和抚育行为。在繁殖过程中动物所表现出来的一系列动作或活动，如占领巢区、筑巢、两性的识别、求偶、交配、孵卵、育幼等都属于动物的繁殖行为。其中，占领巢区、筑巢、两性的识别、求偶和交配等活动都属于性行为，即一切有关实现交配生殖的行为都是性行为；而保护卵（受精卵）、孵卵和哺育后代的活动就是抚育行为。

（一）繁殖行为的概述

1.性行为

（1）性选择和自然选择　性选择是自然选择的一个类型。达尔文注意到了性选择在生物进化中的重要性。他指出，性选择是个体之间，主要是雄性个体之间，为取得和异性交配的机会而不断进行竞争所产生的结果。一方面是雄性之间的竞争（包括直接战斗和相关性状的竞争），一方面是雌性对雄性的选择，两者作用的结果，使雄性的一些受雌性喜爱的性状如鲜艳的羽毛、美丽大方的装饰如雄鸡冠、鹿角和战斗力强的器官等得到选择和进化。这些性状和行为都和动物的生存没有直接的关系，甚至还给动物招惹生存危险。例如，鲜艳的色彩容易为捕食者所发现，过大的角使动物行动不便等。但性选择的最终目的是实现生殖传代，只要这些性状和行为有利于基因的保存和传递，也就是说，如果雌性动物选择这些性状，它们就是有意义的

性状和行为了。

(2)争夺异性　多数动物是雄性彼此战斗争夺雌性。雌性彼此不战斗，只从战斗的雄性中选择胜利者来交配。这是因为：一般来说，雌性的排卵数量是十分有限的，而雄性的精子却要多得多，因此，大多数雌性动物交配一次收到足够精子就不再交配了，而雄性动物大多可以连续交配多次。

雄性动物的性竞争往往是很激烈的，但此种竞争大多是以强壮的雄性赶走战败的对手而告终，很少发生死亡的悲剧。战胜者可占有多个雌性，并且垄断了雌性最易受精的时期；战败者只有偶尔偷袭性交的机会，而且它们的精子与卵受精的机会大大减少。

(3)求偶　动物的求偶行为是指伴随着性活动和性活动前奏的全部行为表现，其表现形式多样。附着生活的无脊椎动物如珊瑚、海绵、牡蛎等大多是群栖的，精子排在水中，依靠水流不难找到卵子。但自由生活的动物，特别是体内受精的动物，雌雄个体必须通过各种方式才能相遇，实现交配的目的。

① 求偶的主要方式

领地求偶：领地对于实现交配很重要。雄性动物在没有取得领地时很难得到雌性的青睐。

贡献食物求偶：这也是一种求爱手段。往往是雄性动物找到食物后献给雌性，从而有交配的机会。

例如，一种昆虫蝎蛉能采取三种求爱的手段：强壮的雄蝎蛉争夺死蟋蟀并献给雌蝎蛉，以获得雌蝎蛉的青睐；有的雄蝎蛉将唾液吐到叶上，献给雌蝎蛉，以获得交尾机会；还有的雄蝎蛉靠强迫的办法来得到次数极少的交尾。

有些蜘蛛求爱时也要贡献食物，否则自身有被雌蜘蛛吃掉的危险。螳螂在交尾时，甚至在交尾之前，雌螳螂有时竟吃去雄螳螂的头，同时也解除了头内某种抑制性交的物质的作用，以便交尾能顺利进行。

有些鸟类和哺乳类也有雄性强迫雌性交配的行为。强迫交配大多形成不了受精卵，因为被强迫交配的雌性动物往往都不是处于发情期(即卵细胞成熟期)。

通讯求偶：很多动物利用化学通讯，如多种昆虫利用性外激素。有的动物利用听觉通讯，如蟋蟀、蚊子等多种昆虫、多种鸣禽等。三棘鱼在生殖季节，雄鱼腹面变为红色，雌鱼腹内充满卵子而腹部膨胀；还有生活在非洲的一种旗翼夜鹰，在繁殖季节，雄鸟两只翅膀各长出一根长达60厘米的羽毛，斜竖在身体后上方，很像一对旗帜，它是用来引诱雌鸟的，交尾后旗翼便立即折断，这都是通过视觉通讯来求爱的。

② 求偶的作用

吸引异性：求偶行为最重要的一个功能就是吸引配偶，通常是雄性吸引雌性，如雄鸟在生殖季节的鸣叫主要是为了吸引异性，也有排斥竞争对手的作用。但也有动物是雌性吸引雄性的，如雌蛾释放性外信息素吸引雄蛾。

增强种间生殖隔离：求偶行为有物种的特异性，可以防止异种个体间杂交，增强种间生殖隔离的效果。异种杂交不能产生可育后代，浪费能量。

激发对方的性欲望：一旦雌雄个体到了一起，往往是雄性的性兴奋水平高于雌性，使两者活动不协调。因此，求偶行为的第三个功能就是激发对方的性欲望，使双方的性活动达到协调。

选择最为理想的配偶：通过求偶行为的表达，雌雄个体间能相互选择到自己最为理想的配偶，以提高自己基因传递的效率。所以，雌性动物一般选择性功能正常、具有优质基因、占有优质领域和资源、在遗传上与自己有互补性的雄性个体作为配偶。

(4)婚配制度　动物的婚配方式表现出形式多样。可以大致区分为一雄一雌制、一雄多雌制和一雌多雄制。

① 一雄多雌制

保卫资源的一雄多雌制：这是一种雄性动物靠独占雌性动物所需要的重要资源而增加获得配偶机会的婚配制度。如牛蛙的雌性个体对由较老的和较大的雄蛙所占有的领域特别偏爱，因为这些领域的质量较高，能提高蝌蚪的孵化率和成活率。

保卫妻妾群的一雄多雌制：雄性动物靠直接保卫一群雌性动物而占有配偶。这种婚配方式可能是在保卫资源行为的基础上发展起来的。此时，雄性动物的侵犯行为不仅是为了保卫一块领地，也是为了保卫被领域吸引来的雌性动物。据研究，占有妻妾群的动物主要是某些有蹄类动物(如高角羚)、灵长类和少数的鸟类(如雉鸡)。

雄性优势的一雄多雌制：雄性动物既不保卫资源也不保卫雌性动物，而是雄性动物集中在一起通过各

种性状和表现方式吸引雌性,以被选择。

② 一雌多雄制 这是一种较少见的交配制度。如雌雉鸻只是专职产卵,而抚育后代的全部工作由雄鸟单独承担。这些鸟类的卵经常会由于捕食和气候反常而遭受很大的损失,而雌鸟则具有迅速产出第二窝补偿卵的能力。

③ 一雄一雌制 是指每个动物在一个生殖季节中只同一个异性动物交配。这种婚配方式使雌雄个体之间常常建立起一种稳定的配对关系。如狗、家燕等。

2.产卵和抚育行为 动物产下卵之后,多数没有孵卵的习性,有孵卵习性的种类便开始了孵卵。亲体孵卵或亲体以各种方式等待卵的孵化是有其生物学意义的:①为卵(受精卵)的发育提供适宜的温度条件。②亲体孵卵,或将卵放入口中,或者守卫在卵旁的行为,可以为卵的孵化提供一个安全、舒适的场所,阻止任何天敌的伤害,提高了幼体的出生率。总之,抚育行为有利于自己基因的延续。

鸟类和哺乳类动物的幼体,从卵中或从母体中出生以后,就会受到亲体的喂养和照顾,这属于动物的抚育行为。动物抚育行为的意义在于使幼体能够得到亲体很好的照顾,得到充足的食物并且受到保护,还能从亲体那儿学到一些基本的生存能力,以维系本物种的延续。

亲代抚育行为多种多样。通观整个动物世界,大多数动物都是卵生的,胎生的种类只包括哺乳动物中的后兽亚纲和真兽亚纲动物,以及少数其他类群的动物。亲代抚育的任务可以由双亲共同承担,但往往是雌性一方所承担的任务更重一些,如家燕;有的抚育后代完全由雌性动物承担,如很多的哺乳动物,雄性动物只承担交配的任务而不抚育后代;在极个别的事例中,亲代抚育的任务完全是由雄性个体承担的,而雌性个体则专司产卵,如雉鸻和南极企鹅就是这样的。在水中进行体外受精的受精卵,很少受到照看。当然,无论是水生动物还是陆生动物,都可能把卵产在一个隐蔽场所或结构精细的巢中。在有些情况下,雄性或雌性个体身上生有专门的育儿袋或育儿室供卵或幼子在其中发育,如有袋类动物。可见,亲代抚育工作通常是两性都参加的,但雌性承担的工作比雄性多。有时是完全由雌性承担,在极个别的情况下完全由雄性承担。总之,到底由谁来抚育后代,关键在于谁能更准确地确定这幼仔具有自己的基因。

3.雄性个体的杀婴行为 当一头雄狮接管了一个狮群后,往往对狮群的幼狮进行残杀(因为这些幼狮不是它的后代),某些灵长类动物也有类似的杀婴现象。据分析,这种行为有利于增加雄兽的生殖成功率,以提高优质基因的传递与积累。

在上述的各种性选择方式中,雄性间的交配竞争主要有求偶、争夺异性、强迫交配、杀婴行为、精子竞争、保卫交配成果等主要方面;雌性间的交配选择具体以优势等级的高低、领域的大小、获得雄性贡献的食物多少等为依据。

(二)无脊椎动物的繁殖行为

在动物界进行有性生殖的所有主要动物类群中,亲代抚育行为都是各自独立进化的。在无脊椎动物中,原始的亲代抚育形式只是简单地把卵产在安全隐蔽的地点;更进步的一种形式除了把卵安置在安全地点外,还要为新孵出的幼体储备必要的食物,以便幼体一孵化出来就有较充足的食物。如雌沙蜂先猎取一只昆虫,将其麻醉后带回事先已挖好的洞穴中,然后在猎物(鳞翅目幼虫)体内产一粒卵,最后用小石子把洞口封堵。再进化一步就是当幼体孵出之后,雌性个体要在一段时间内为幼体喂食。

像蚂蚁、胡蜂和蜜蜂这些比较高等的社会性昆虫,其亲代抚育行为都超越了沙蜂的进化阶段,它们不仅直接喂养幼虫,而且能够抑制第一批幼虫的性发育,以便使它们能够帮助自己的母亲喂养第二批幼虫,这就出现了永久性的非生育等级昆虫(即工蚁和工蜂等昆虫)和昆虫社会的进一步演化。

(三)鱼类的繁殖行为

在鱼类中可以看到亲代抚育行为的一个完整演化系列,从没有亲代抚育到很高级很复杂的亲代抚育。鱼类的生殖方式有多种类型,鳕鱼的卵和幼鱼得不到任何亲代抚育。稍复杂一点的是鳟鱼和鲑鱼,雄鱼和雌鱼在产卵和受精之前先配对,然后主要是由雌鱼在溪底挖一个含有沙砾的产卵穴,并在其中产卵和排精。软骨鱼类是体内受精的,排出的是受精卵,这比那些体外受精的鱼类要进步一些。在鲨鱼和有些硬骨鱼中还有一些种类是胎生的。

亲代抚育幼鱼的方式也多样,最简单的只是对卵加以保护;或者挖一个产卵穴,如鲑鱼;或者用植物材料建一个比较复杂的巢,如三刺鱼;或者建一个漂浮在水面的气泡巢,如斗鱼。

（四）两栖动物的繁殖行为

两栖动物除泳蟾、尾蟾和几种蝾螈营卵胎生外，其他种类均以产卵方式进行繁殖。两栖类的进化史主要是解决卵极易脱水干燥问题，由于它们的卵没有坚硬的保护性外壳，所以必须经常保持湿润，因此对大多数两栖动物来说，生殖成功的必要条件就是要有永久性的水源。因此，两栖动物对卵的照顾主要体现的是如何让卵保持湿润，然而照顾的方式是多种多样和复杂的。

（五）爬行动物的繁殖行为

爬行动物的几个主要特点是：雌雄个体之间很少成对生活在一起；除了蜥蜴科、鳄科外，领地行为不发达；通常是体内受精；虽然大多数爬行动物是卵生的，但也有不少种类的蛇和蜥蜴是卵胎生或胎生的。爬行动物在生殖上的最大进步是首次产出有壳卵，这样就能把卵产在陆地上而不会像鱼和两栖动物的卵那样容易干死。有的爬行动物能选择巢位、建巢、挖掘巢洞、孵卵、守护卵，有的进行原始的胎生。

（六）鸟类的繁殖行为

鸟类的亲代抚育行为可以包括占领领地、筑巢、孵卵和育雏等，不同的鸟类有不同的特点。

大多数鸟类在繁殖季节，雄鸟早于雌鸟来到繁殖地区，选择一定的地盘或空间作为巢区。占领巢区（领地）是为了确保幼体的安全和有充足的食物。

筑巢有利于孵卵和提供必要的发育温度，也有保护后代的效果。育雏大大提高了幼体的成活率。占领领地和筑巢一般是由雄鸟承担的（如鹰、雷鸟、麻雀等）。

孵卵多数是由雌鸟负责的（如鸡、鸭等），也有的是由雌雄鸟轮流孵卵的（如鸽、鹤、鹳等），极少数由雄鸟单独承担（如南极企鹅）。

育雏工作多由雌鸟完成，也有由雌雄鸟共同承担的（如家燕）。

（七）哺乳动物的繁殖行为

在哺乳动物中，亲代抚育行为更为复杂和有效，幼体的成活率是动物界中最高的。由于雌性个体有专门为幼兽发育提供营养的乳腺，因此先天决定着母兽将会更多地参与亲代抚育工作。雄兽很少与雌兽一对一地组成单配家庭，这样的种类只占整个哺乳动物的大约4%。

在现存哺乳动物中可以找到3种生殖对策。单孔目中的鸭嘴兽和针鼹是卵生的，针鼹把卵产在一个袋内，而鸭嘴兽则在巢中产2个卵；幼兽孵出后母兽用乳汁喂养，小针鼹长到一定大小后便被独自留在巢中，由母兽则定期回来喂奶。全部亲代抚育工作都是由雌兽承担的。

有袋类产出的幼兽发育程度极差，幼兽产出后便进入母体的育儿袋，遇到一个乳头便开始一个长长的乳头附着期。全部有袋类动物都是由雌兽承担亲代抚育工作。

有胎盘类产出的幼兽，其发育程度要比有袋类成熟得多，它们没有乳头附着期，而是断断续续地吸奶，直到断奶为止。幼兽早期的营养完全靠母亲供应。在很多哺乳动物中，幼兽的发育和生存完全靠母亲维持，但在不同类群中，雄兽和家庭成员也在不同程度上参与亲代抚育工作。

七、迁徙行为

某些无脊椎动物如东亚飞蝗、稻纵卷叶螟和稻飞虱，某些鱼类，爬行类的海龟，哺乳类的蝙蝠、鲸、海豹和鹿类等动物都有迁徙的习性。其中海龟与鲸的迁徙距离可从数百千米到上千千米。迁徙是动物对改变着的环境条件的一种积极的适应本能，是每年在繁殖区与越冬区之间的周期性的迁居。但也有例外：环境的变化有时会引起一些动物进行偶发性和无规律的迁移，如食物、种群拥挤等，蚜虫会因为植物营养价值下降时，产生有翅蚜发生短距离的迁飞。

（一）鱼类的洄游

某些鱼类在生活史的各个不同阶段，对生命活动的条件均有其特殊要求，因此必须有规律地在一定时期集成大群，沿着固定路线作长短距离不等的迁移，以改变生活环境的方式满足它们对生殖、索饵、越冬所要求的适宜条件，并在经过一段时期后又重返原地，鱼类的这种习性和行为叫做洄游。

鱼类在江河湖泊与海洋之间洄游都需要有一个转换调节渗透压机制的过程。例如，大麻哈鱼、鲥鱼、鲚鱼和鲑鱼等溯河性洄游的鱼，它们在江河内产下的卵于淡水中孵化，幼鱼必须生长到鳃上的泌盐细胞充分发育和其他生理变化完成后，才能回到海洋。

至于诱发鱼类洄游和决定洄游路线的原因是极其复杂的，不仅与鱼类自身的生理状况有关，也与季节、温度、食源、海流、水质变化等都有直接或间接的关系，同时也与遗传性密切相关。

根据鱼洄游意义的不同，可分为生殖洄游、索饵洄游和越冬洄游，它们三者的关系如图13-10。

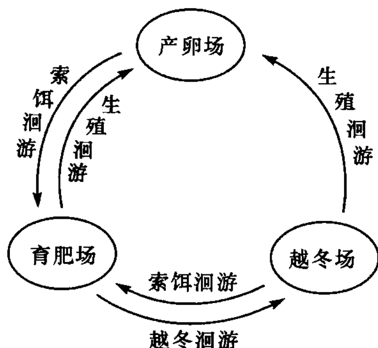


图13-10 鱼类洄游的周期

1. 生殖洄游　当鱼类生殖腺发育成熟时，脑垂体分泌促性腺素，性腺分泌性激素，对鱼体内部都会产生生理上的影响，促进鱼类集合成群，为实现生殖目的而游向产卵场所，这种性质的迁徙称为生殖洄游。生殖洄游具有集群大、肥育程度高、游速快、停止进食和目的地远等特点。根据洄游的区域路线，可分为以下四种类型：

(1)海鱼在近海区繁殖　小黄鱼、大黄鱼、带鱼、鳓鱼、鲅鱼等大多数海洋鱼类的生活史均在海洋中度过，它们的生殖洄游都是由远洋游向浅海。

(2)海鱼在江河中繁殖　大麻哈鱼、鲥鱼、鲚鱼、鲑鱼、大银鱼等海鱼，在生殖季节成群溯河性进入我国黑龙江、长江及其支流中产卵。繁殖活动结束后，大麻哈鱼因长途跋涉和饥疲交加终至体衰力竭而全部死亡，所以是一次性生殖的鱼类。其他鱼类产卵后，通常都在产卵场停留一段时期进行休整和肥育，然后循原路游回海中生活。

(3)淡水鱼在江河中上游繁殖　四大家鱼等是终生生活在江河中的淡水鱼类，它们的生殖洄游是从江河下游及其支流上溯到中、上游产卵，其行程可长达1000～2000公里。

(4)淡水鱼在海洋中繁殖　仅有的例子是产于我国的鳗鲡和松江鲈鱼，它们是从淡水游向海洋去繁殖的降河洄游。鳗鲡的性成熟年龄在8岁以上，集群游向深海进行繁殖的亲鳗于产卵后均因疲惫而死，无一生还；幼鳗孵化后，逐渐向亲鳗栖息的江河进行溯河洄游。

2. 索饵洄游　鱼类为追踪捕食对象或寻觅饵料所进行的洄游，称为索饵洄游。索饵洄游在结束繁殖期或接近性成熟的鱼群中表现得较明显而强烈。小黄鱼等鱼类在索饵洄游的途中还伴有垂直洄游现象，这是因为它们的饵料生物在水中有朝降暮升的垂直移动的习性。

3. 越冬洄游　当秋天气温下降影响水温时，鱼类为寻求适宜水温常集结成群，从索饵的海区或湖泊中分别转移到越冬海区或江河深处，这种洄游叫作越冬洄游。鱼类进入越冬区后，即潜至水底或埋身淤泥内，体表被有一层黏液，暂时停止进食，很少活动，降低新陈代谢，以度过寒冷的冬季。

(二)鸟类的迁徙

留鸟终年留居在出生地(繁殖区)，不发生迁徙，如麻雀和喜鹊等。候鸟则在春、秋两季，沿着固定的路线，往来于繁殖区与越冬区域之间。其中，夏季飞来繁殖，冬季南去的鸟类称夏候鸟，如家燕、杜鹃等；冬季飞来越冬、春季北去繁殖的鸟类称冬候鸟，如大雁和野鸭等。夏季在我国某地以北繁殖，冬季在我国某地以南越冬，仅在春、秋两季节规律性地从我国某地路过的鸟类称旅鸟或过路鸟，如极北柳莺等。

1. 迁徙的特点　定期性、定向性和集群性。并且，繁殖区和越冬区是非常固定的。

2. 迁徙的时间和方向　多在春季和秋季。多数鸟是南北方向，少数鸟是东西方向。

3. 迁徙的原因　引起迁徙的原因很复杂，至今尚无定论。可能与食物和日照长短的季节性变化有关，尤其是食虫鸟在高纬度地区因为缺乏昆虫、日照短而没有足够的时间捕捉昆虫以喂养雏鸟，因此需要迁徙到纬度较低的地区去越冬。

4. 迁徙的诱因　是否会迁徙是由鸟类自身的遗传所决定的，迁徙是本能行为；但需要一定的诱因才能发生这种行为。迁徙的诱因曾有许多人认为可能与光照、食物、气候和植被外貌的改变有关，但目前有较多的实验证明，日照长短可能是最为主要的诱因。适当的日照条件可通过视觉和神经系统作用于睡眠中枢而引起兴奋，又可增强下丘脑的活动、促进性腺发育和影响甲状腺分泌等一系列连锁性反射活动，因而增强机体代谢，引起迁徙。现有证据证明，很多鸟类都有内源性的年节律现象，例如柳莺和花园莺，如果使白天的长日照保持不变，体内激素的变化也会支配这些小鸟的迁移行为。

5. 迁徙的定向机制　定向机制曾有不少假说，目前比较流行的看法有：训练和记忆的作用、视觉定向、天体导航、地磁定向和风力定向等。

有人认为鸟类具有一种固有的、由遗传所决定的方向感，这种方向感在幼鸟跟随亲鸟迁徙的过程中，不

断地加强了对迁徙路线的记忆。

八、定向行为

大多数动物在其活动区域中，都有其特殊的定位方法。人类主要依靠视觉定位；而蝙蝠主要靠听觉定向；一些昆虫、水生动物和哺乳动物主要靠化学（嗅觉）定向。

（一）化学定向

即依靠对化学物质的感受来定向。这在社会性昆虫、水生动物以及某些哺乳动物的活动中起着重要作用。如有的鱼类洄游是靠化学定向的，如鲑鱼的生殖洄游是依靠化学物质定向的，如果将鲑鱼的鼻孔堵塞，它们就不能洄游到其出生的河流里。

（二）视觉定向

很多动物都是以视觉作为定向的主要工具。根据观察、实验，鸟类在白天飞行，大多是根据太阳的位置来定向（图 13-11），也有以江、河、海岸线、山脉走向定向；夜间飞行则是靠星辰和地磁方向来定向。依靠太阳和星辰方位的定向又称为天体导航。很多实验证明，鸟类能利用太阳或星辰的位置定向。把企鹅移至远离巢区的茫茫雪原内释放之后，则在晴天的白天沿直线走向原居住地；而在阴天的白天时则乱走，当太阳出现时又能找到正确的回巢方位。

实验证明，视觉定向对于鸟类短距离的归巢，可能不是主要的定向机制。也有许多实验证明，有些鸟类依靠视觉和非视觉系统一起来定向的。这说明，动物定向的机制是非常复杂的。

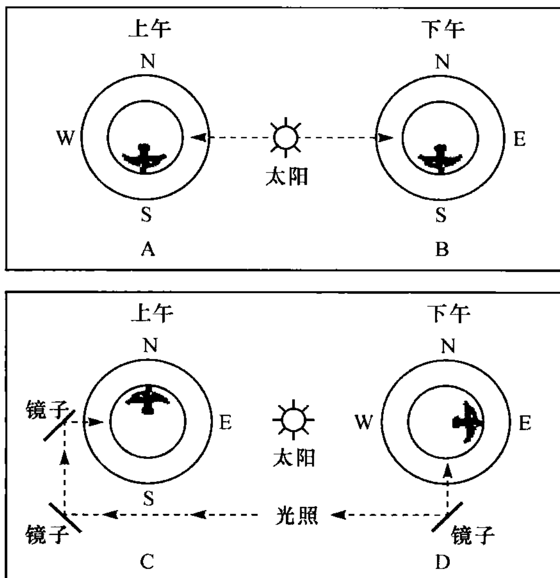


图 13-11　鸟类在迁飞中以太阳作为定向指针
A 和 B 表示空中的鸟向南飞行，上午太阳在鸟的左边，下午在鸟的右边；C 和 D 表示人用镜子改变太阳的入射方向，鸟也随着改变飞行方向

（三）听觉定向

声音在某些动物的空间定向中起关键性的作用。这些动物在空气中或水体中发出声音后，遇到前方物体而造成的回波，能够被动物所识别，借以判定物体的位置，称为回声定位。如蝙蝠、海龟、鲸、海豹等动物是靠回声定位去避开障碍物和寻找食物的。

（四）地磁定向

有实验证明，有些鸟类的迁徙与地磁方向更有关系。认为夜间迁徙的鸟类的方向选择，主要是靠对磁场的感应，而迁徙方向的保持则与星辰位置有关。

（五）风力定向

有实验和实践证明，台风、暴雨等强对流过程及强降雨，是迫使稻纵卷叶螟和稻飞虱南北之间的周期性迁居的迁徙动力和定向机制。

九、动物的节律行为

动物体的活动或运动适应环境中自然因素的变化而发生有节律性的变动，称为节律性行为。

（一）昼夜节律

动物的活动和生理机能与地球的昼夜相联系，出现大约每隔 24 小时重复进行的现象，称为昼夜节律。根据昼夜活动的特性，可以分为四类：白天活动的，称昼行性，如各种鸣禽，蜻蜓、蝴蝶和蜜蜂等一部分昆虫，一部分哺乳类，等等。黄昏或晨曦活动的，称晨昏性，如夜鹰、蝙蝠等。黑夜活动的，称夜行性，如猫头鹰、狐、蛾等；不规则活动的，称无节律性，如多数土壤动物。

(二)月运节律

很多海洋生物的活动是与潮水的涨退相联系的,称为潮汐节律或月运节律。潮汐产生的条件是由月、日位移的引力而造成的。蛤蜊、藤壶等,涨潮时在水下觅食;蟹类涨潮时躲藏在洞穴内,当潮水退落时爬出洞穴,在海滩上捕食。海水的涨落周期为12时25分,每天2个涨潮共24时50分。

(三)季节节律

地球表面所接受的太阳辐射的时数发生季节变化,这种昼夜长短的变化影响着许多动物的活动。生活在温带地区的动物表现出典型的季节性活动周期。如大多数动物都有一定的繁殖季节,通常在春季繁殖;许多在冬季来临之前迁往南方温暖地区越冬。在热带草原地区,在一年中有明显的雨季和旱季的交替,因而生活在这里的动物的活动与降雨量变化相适应。

(四)生物钟

生物生命活动的内在节律性就叫做生物钟。比如公鸡到清晨一定时刻鸣啼,猫头鹰的体温恰好在夜里十二点最高。生物钟是一种比喻的说法,并不是在动物体内真正有这种具体的形态结构,而是指动物体内存在着类似时钟的节律性。其实,生物钟不只是动物有,植物的生命活动也存在这种节律性。节律行为对于动物获得食物和适宜的生活环境,避开不良的生活条件有重要作用。

十、利他行为

(一)利他行为的概念

动物完成一个行为要付出代价,只有代价少而收获多的行为才是有适应意义的,能通过自然选择的行为。但是很多动物总是要完成一些对它本身很不利,甚至可罹杀身之祸的行为。很多群居动物在遇警时,总有一些守卫者发出警报,或大叫、或狂奔、或扑翅起飞等,使动物群早做御敌准备或逃跑,但守卫者本身却暴露了目标,易为捕食者所捕获。例如,挪威的旅鼠有自杀的行为,它们可成群结队地步入海中淹死,此种"壮举"有牺牲自身而使种群密度减少,以适应环境中有限食物的作用。蜜蜂、蚂蚁社会中工蜂和工蚁都失去了生殖能力,而帮助一个或几个雌性个体,供给它们营养、保卫它们的安全,在它们产卵后又承担哺育其后代的任务。蜜蜂的工蜂生有螫针用于攻击接近蜂巢的捕食者,但当它们实施攻击之后,螫针就会留在捕食者体内并会导致工蜂的死亡。所有这些行为,即牺牲自身的生存和生殖,以增加其他个体生存机会和生殖成功率的行为,称为利他主义行为。

其实,有些利他行为只在表现型层次上是利他的,而在基因型层次上则是自私的(即有利于相关基因的传递和基因频率的提高),譬如有亲缘关系的利他行为;而另一些利他行为,无论在表现型层次上还是基因型层次上都是利他的,如非亲缘个体之间的行为操纵式的利他行为。

自私性的基因必然被自然选择所保存并积累;利他性的基因必然会被自然选择所淘汰,但如果选择压不大也能得到保存。

(二)亲缘选择理论与Hamilton法则

1.亲缘选择理论 利他行为是如何被自然选择所保留的呢?对于这个问题,生物学家有不同的解释,比较可信的解释是亲缘选择理论或称间接选择。该理论认为,个体和基因都是自然选择的基本单位。自然选择归根结蒂是选择生殖能力,选择的结果是使基因得以保存和传代。如果个体牺牲了自己的生殖能力,而帮助其他个体更好地繁殖后代,只要被帮助者能把牺牲者的基因保存、扩增并传递到后代,那么,牺牲者虽然失去了自己的生殖权力,却得到了被帮助者代为传递基因的补偿。这种能够得到补偿的自我牺牲现象是会被自然选择所保留的。

2.亲缘系数(r)及其计算方法 在二倍体物种中,当卵细胞与精子结合为受精卵时,父母双方都各自把体内50%的基因传给后代,因此,每位亲代与子代共占某一特定基因的概率就是0.5,这就是所谓的亲缘系数(r),即$r=0.5$。

每一个世代之间的联系就意味着发生过一次减数分裂,因而亲代个体的某一特定基因将有50%的概率传递给下一世代的一个个体。因而,一个个体经过L代,其某一特定基因传递给第($L+1$)代一个个体的概率为0.5^L。如父子之间或母子之间的$r=0.5$,爷孙之间的$r=0.5^2=0.25$,同父异母或同母异父的兄弟姐妹俩人之间的$r=1$(父或母)$\times(0.5^1\times0.5^1)=0.25$,同父同母的全同胞兄弟姐妹俩人之间的$r=2$(父母)

$\times(0.5^1\times0.5^1)=0.5$，堂（或表）兄弟姐妹俩人之间的 $r=2$（爷奶）$\times(0.25\times0.25)=0.125$，如图 13-12 所示。

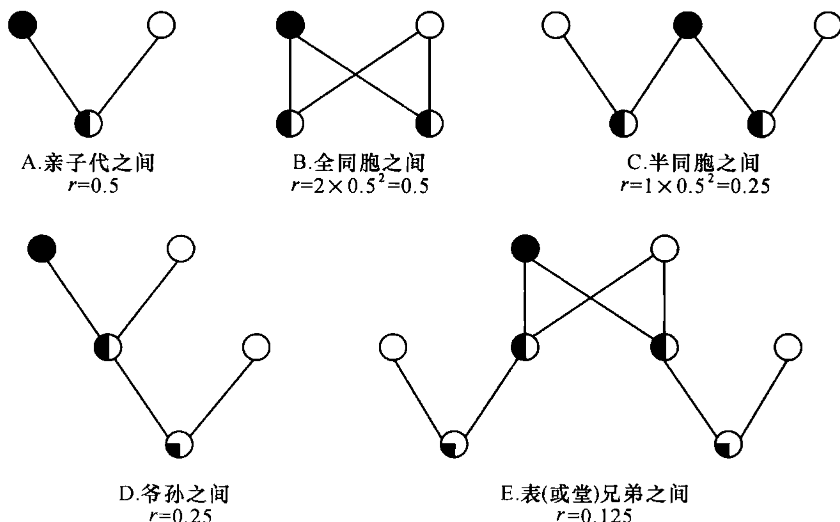


图 13-12 亲缘关系和亲缘系数计算法

3. Hamilton 法则 如果用存活机会来评价利他者和受益者的相互作用的话，那么，当利他者因利他行为所付出或遭受的损失是 C，而受益者所获得的好处是 B，利他者和受益者的亲缘系数为 r，并且有 $rB-C>0$ 时，支配利他者表现出利他行为的基因在种群基因库中的频率就会增加。这就是著名的 Hamilton 法则。

（三）非亲缘个体之间的利他行为

1. 互惠合作式的利他行为 前面已有讲过，单独的一只雌狮捕捉斑马的效率是很低的，但如果与另一只有或没有亲缘关系的雌狮联合狩猎，其捕食成功率就会大大提高，这种成功足以弥补捕猎成功后分享同一猎物所蒙受的损失。

2. 行为操纵式的利他行为 如雌杜鹃鸟将卵产在其他鸟的巢中，不但自己不孵卵，而且也不育雏，孵卵和育雏完全由别的鸟来承担。可见，为杜鹃鸟孵卵和育雏的鸟的这种利他行为，实际上是受到雌杜鹃鸟的诱骗和操纵才发生的。

3. 互相回报式的利他行为 例如，当一只雌狒狒开始发情的时候，一只雄狒狒就会与它形成特殊的伴随关系，雌狒狒走到哪里，雄狒狒就会跟到哪里，以便等待交配的机会。有时，一只尚未得到雌狒狒的雄狒狒会向另一只与它没有亲缘关系的雄狒狒寻求支持。在通常情况下，后者会参与前者为争偶所进行的战斗，当战斗正在激烈进行时，寻求支持者往往就会脱身，随雌狒狒而去。但是在以后的经历中，支持者与被支持者往往会互换位置，曾接受过支持的雄狒狒会反过来去支持曾为它提供过帮助的雄狒狒，所以这是一种真正的互相回报式的利他行为。

互相回报式的利他行为与互惠合作式的利他行为不一样，互惠合作是双方同时给予对方好处，而互相回报是一方的利他行为和另一方的回报行为之间存在着一定的时间间隔，甚至可能存在被帮助的一方不予以回报的欺骗性，当然发生这种欺骗行为的比例较少，否则会被自然选择所淘汰。

第四篇

微生物学

一、什么是微生物

“微生物”不是分类学上的名词。人们把那些形体微小(<0.1mm),结构简单,在适宜环境下能生长繁殖及发生遗传变异,用肉眼难以看到,必须借助光学显微镜或电子显微镜才能看清的低等微小生物统称为微生物。它们大多为单细胞,少数为多细胞,还包括一些没有细胞结构的生物。因其生活习性、繁殖方式、分类地位及分布范围相近,研究技术也颇为相同,故把它们归入“微生物”的研究范围。微生物的类群十分庞杂,它们形态各异,大小不同,生物特性差异极大。根据其是否有细胞结构及真核结构而将之区分为以下几个类群:

1. 非细胞结构的微生物　包括病毒、亚病毒(类病毒、拟病毒和朊病毒等)。

2. 具细胞结构的微生物

(1)原核微生物　包括细菌、蓝藻和原绿藻三个门。

(2)真核微生物　包括真菌和原生生物(单细胞藻类和原生动物。)

微生物学是研究微生物在一定条件下的形态、结构、生理、遗传和变异、进化、分类,及其与人类、动物、自然界之间的相互作用等生命活动规律的一门学科。

二、微生物在生物界中的分类地位

表 14-1　微生物在生物六界系统中的地位

生物界名称	主要结构特征	微生物类群名称
病毒界	无细胞结构,大小为纳米(nm)级	病毒、类病毒等
原核生物界	为原核生物,细胞中无核膜与核仁的分化,大小为微米(μm)级	真细菌(细菌、放线菌、支原体、衣原体、立克次氏体、螺旋体等)和古细菌、蓝藻和原绿藻
原生生物界	单细胞或群体,细胞中具核膜与核仁的分化,为小型真核生物	单细胞藻类和原生动物
真菌界	单细胞或多细胞,细胞中具核膜与核仁的分化,为小型真核生物	酵母菌、霉菌、蕈菌等
植物界	细胞中具核膜与核仁的分化,为大型非运动真核生物	
动物界	细胞中具核膜与核仁的分化,为大型能运动真核生物	

表 13-1 可见,在生物的六界系统中微生物占有四界,它们既含有无细胞结构的,也含有细胞结构的生物,既有原核生物,也有真核生物,显示了微生物分布的广泛性及其在自然界中的重要地位。

微生物分类鉴定,一般是先根据形态特征鉴别其属于哪一个大类,再根据其生理生化特征、生态特征、免疫特征和遗传特征等,借助于检索表来依次确定是属于哪个目、科、属、种;最后与该种的模式种加以比较并命名。

三、微生物的特点

归纳起来微生物有七大特点,即是:微生物的比表面积(表面积与体积之比)大、转化能力强、繁殖速度快、易变异、种类多、适应性强、分布广。

如乳酸杆菌的比表面积为 12 万、鸡蛋为 1.5,而 90kg 体重的人只有 0.3。生物体的比表面积越大,直

接与外界环境交换物质和能量越容易，其代谢活性就越强。在适宜条件下，微生物 24h 所合成的细胞物质相当于原来细胞重量的 30～40 倍；而一头体重 500kg 的乳牛，一昼夜只能合成 0.5kg 蛋白质，两者相差 1000 倍。在适宜条件下，细菌 20min 繁殖一代，经 24h 培养，一个细胞可繁殖成 4 万亿亿个细胞。细菌比植物繁殖率快 500 倍，比动物繁殖率快 2000 倍。微生物也以其抗严寒酷暑，耐酸、碱、盐的惊人适应力被誉为“生物界之最”。微生物种类多体现在物种的多样性、生理代谢类型的多样性、代谢产物的多样性、基因的多样性和生态类型的多样性。

第十四章　微生物的基本类群

第一节　病毒和亚病毒

一、病毒和亚病毒的概述

病毒与其他微生物不同之处是：①形体极其微小，只有在电子显微镜下才能观察到，一般能通过细菌滤器；②化学组成简单，主要是核酸与蛋白质；③只含一种且大多数个体只含一个分子的核酸，DNA 或 RNA；④无细胞结构，仅是核酸分子被包于蛋白质外壳中的病毒粒子；⑤缺乏独立代谢能力；⑥繁殖方式独特，只能在活的寄主细胞内，利用宿主细胞的代谢机器，通过核酸复制和蛋白质合成，然后再装配的方式进行增殖；⑦具有双重存在方式，时而在活细胞内营专性寄生，时而在细胞外以无生命的大分子颗粒状态存在，并可长期保质其侵染性；⑧对一般抗生素不敏感，而对干扰素敏感；⑨有些病毒的核酸还能整合到宿主的基因组中，并诱发潜伏性感染。

病毒最初是作为一类能够通过细菌滤器的致病因子而被发现的(Ivanovsky，1892)。但现在已清楚地知道，病毒还是一类遗传成分。所以现在的观点是，病毒是一种致病因子，也是一种遗传成分。病毒进入活细胞后，可以导致对宿主细胞无害，甚至是有利的遗传变化。病毒是导致疾病，还是引起遗传变化，取决于宿主细胞以及环境条件。

20 世纪 70 年代以来，陆续发现了比病毒更小、更简单的亚病毒(类病毒、拟病毒和朊病毒)。

非细胞生物
- 真病毒：至少含有核酸和蛋白质两种组分
- 亚病毒
  - 类病毒：只含具有独立侵染性的 RNA 组分
  - 拟病毒：只含不具独立侵染性的 RNA 组分
  - 朊病毒：只含单一蛋白质的组分

综上所述，要对病毒下一个简明而又确切的定义是不容易的。一般的定义是：病毒(真病毒)是含有 DNA 或 RNA，能在活细胞内增殖，又能在细胞外以亚显微的大分子颗粒状态存在，可以作为致病因子，也可以当作遗传成分的非细胞型微生物。

二、病毒的形态结构与化学组成

病毒有两种存在状态，即胞外和胞内。在胞外可以以无生命的化学大分子状态存在，并可形成结晶。在胞内病毒是严格的细胞内寄生物。

(一)病毒的形态

病毒形态多种多样，有杆状、球状、卵圆状、砖状、蝌蚪状、子弹状和丝状等(图 14-1)，其基本形态为杆状、球状和蝌蚪状。

(二)病毒的大小

绝大多数病毒能够通过细菌滤过器，最大的病毒是痘病毒，它的大小为(300～450nm)×(170～260nm)，最小的病毒为菜豆畸矮病毒，其直径只有 9～11nm。细菌滤器的孔径在 1μm 以下，细菌不能滤过。

(三)病毒的化学组成和结构

1. 病毒的化学组成　病毒的主要化学组分为核酸和蛋白质。有的病毒还含有脂质、糖类等其他组分。

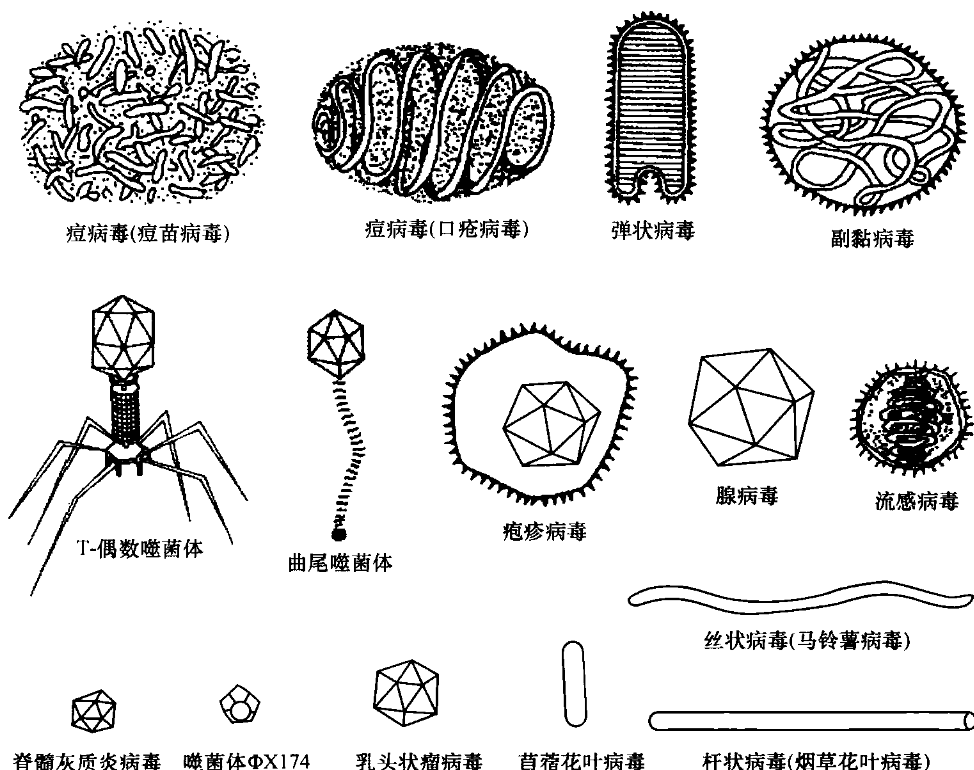


图 14-1　病毒的多样化形态和大小范围

(1)病毒核酸

①病毒核酸的种类　一种病毒只含一种核酸(DNA 或 RNA)。植物病毒(即专性寄生在植物细胞中的病毒)绝大多数含 RNA,少数含 DNA;动物病毒一部分含 DNA、一部分含 RNA;细菌病毒(又称噬菌体)则普遍含 DNA,极少数是含 RNA 的;真菌病毒绝大多数含 RNA,是否有含 DNA 的真菌病毒目前还不清楚。根据病毒侵染宿主细胞后表现的不同,可将病毒核酸分成侵染性核酸和非侵染性核酸,前者病毒核酸入侵宿主细胞后能复制产生子代病毒颗粒;后者则不能复制,也不产生子代病毒颗粒。

②病毒核酸的数量　大多数病毒粒子中只含有一个核酸分子。有少数 RNA 病毒含 2 个或 2 个以上的核酸分子,而且各个分子担负着不同的遗传功能,它们一起构成了病毒的基因组,所以这些病毒称为双组分基因组、三组分基因组或多组分基因组。逆转录病毒中的 2 个 RNA 分子是相同的,为二倍体,其他病毒都是单倍体。

③病毒核酸的结构特点　病毒 DNA 和 RNA 不仅有单链和双链,线状和环状,而且还有正链和负链,所以病毒核酸类型之多堪称生物之最。

DNA 病毒的 DNA 多数是双链的(dsDNA),少数为单链的(ssDNA);RNA 病毒大多数为单链 RNA(ssRNA),少数为双链 RNA(dsRNA)。病毒 DNA(dsDNA 和 ssDNA)都有线状和环状之分,病毒 RNA 分子都是线状的,亚病毒 RNA 是环状单链 RNA。

病毒核酸有正(+)负(-)链的区分,将碱基序列与其 mRNA 一致的核酸单链定为正链(+),将碱基序列与其 mRNA 互补的核酸单链定为负链(-)。±dsDNA 病毒在 DNA 病毒中占大多数,单链 RNA 噬菌体都是含(+)RNA 的,其他的±RNA 病毒、+DNA 病毒、(-)RNA 病毒和(-)DNA 病毒都较少。

总的来说,动物病毒以线状的 dsDNA 和 ssDNA 为多,植物病毒以 ddRNA 且线状的为主,噬菌体以 dsDNA 且线状的居多,而至 1998 年详细研究过的 33 种真菌病毒都属于 dsRNA。

(2)病毒蛋白质　有的病毒如烟草花叶病毒只含有一种蛋白质;多数含有为数不多的几种蛋白质,如流感病毒有 8 种蛋白质,T4 噬菌体含 30 余种蛋白质。病毒蛋白质主要有以下功能:

①成为病毒的表面抗原,参与病毒的吸附和侵入。无包膜病毒的衣壳蛋白和有包膜病毒的包膜蛋白都

具有这方面的功能。

②病毒还携带有少量的酶。有的与病毒的入侵和释放有关,如T4噬菌体的溶菌酶和流感病毒的神经氨酸酶;有的与病毒的生物大分子合成过程有关,如逆转录病毒的逆转录酶。

(3)其他成分 有包膜的病毒还含有脂质和糖类等其他成分。病毒中的脂质主要以脂质双分子层的形式存在于包膜中,所含的糖类主要以糖蛋白的形式存在于包膜的表面,决定着病毒的抗原性。

2. 病毒的结构 成熟的、具感染力的单个病毒颗粒常称作病毒粒子。核酸位于病毒粒子中心,其四周为由病毒蛋白质组成的衣壳所包围。衣壳是由许多被称为衣壳粒的蛋白质亚单位以高度重复的方式排列而成的。核酸和衣壳组成了病毒的基本结构——核衣壳。

裸露病毒只有核衣壳这一基本结构,如烟草花叶病毒和噬菌体等。包膜病毒的核衣壳外包着一层含有蛋白质或糖蛋白的类脂双层膜围成的包膜,包膜来源于宿主的细胞膜;包膜上还可有刺突(图14-2),如很多的动物病毒:HIV和流感病毒等。

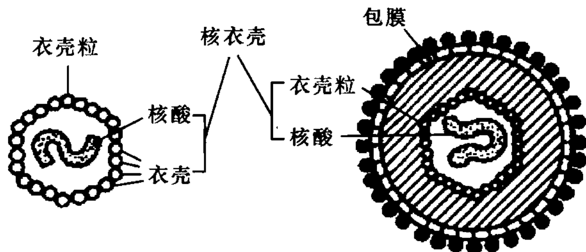


图14-2 裸露病毒与包膜病毒的结构比较

3. 病毒的对称性 病毒衣壳的衣壳粒排列具有高度对称性。螺旋对称与二十面体对称是病毒两种基本的对称类型。此外,兼有螺旋对称和二十面体对称的称为复合体对称。螺旋对称、二十面体对称和复合对称分别相当于杆状、球状和蝌蚪状这三种形态的病毒。

烟草花叶病毒(TMV,图14-3)的形状呈螺旋对称的杆状。腺病毒(图14-4)是呈二十面体对称的球形病毒,无包膜,是急性咽炎、流行性角膜结膜炎和病毒性肺炎等的病原体。

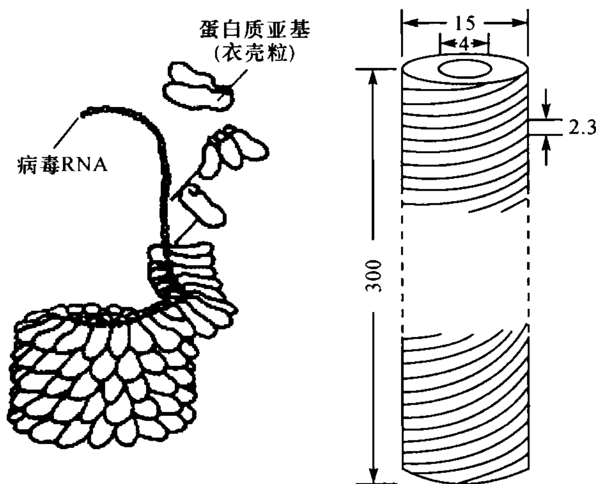


图14-3 烟草花叶病毒的形态结构
(单位:nm)

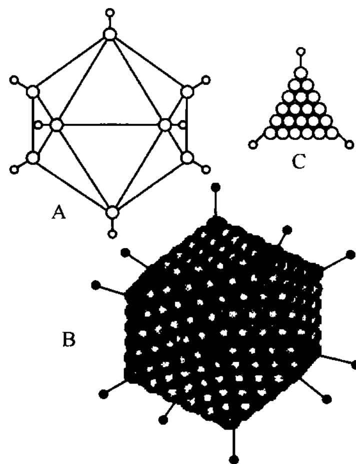


图14-4 腺病毒的形态结构
A. 二十面体的形态 B. 腺病毒的形态
C. 单个等边三角形(示衣壳粒)

大肠杆菌噬菌体T4是一种复合对称的蝌蚪状病毒(图14-5),由二十面体对称的头和螺旋对称的尾复合构成,头部的衣壳由212个衣壳粒组成,线状双链DNA位于头部的核心;尾由尾管、尾鞘、基板、刺突与尾丝等组成;尾管由144个衣壳粒螺旋排列成24圈螺旋所组成,中空,是位于头部核心的DNA进入宿主细胞的通道;尾丝和刺突均有吸附功能。

三、病毒的增殖

病毒增殖的基本特点是:①无生长过程;②不以二分裂方式繁殖;③由病毒基因组成的核酸指令宿主细胞复制大量病毒核酸,继而合成大量病毒蛋白质,最后组装成大量子病毒,并自宿主释放出。

（一）病毒的增殖过程

病毒的增殖一般可以分为吸附、侵入、核酸复制与蛋白质合成、装配以及释放等五个阶段。凡在短时间内能连续完成以上5个阶段而实现其繁殖的噬菌体，称为烈性噬菌体，反之则称为温和噬菌体。不同种类的病毒在细节上会有所不同。

1.吸附　吸附是指病毒以其特殊结构与宿主细胞表面的特异受体发生特异性结合的步骤。噬菌体以其尾丝尖端的蛋白质吸附在菌体细胞表面的脂多糖、脂蛋白、磷壁酸、荚膜、鞭毛或者性丝等受体上。不同噬菌体所吸附的受体不同。一些有包膜的动物病毒（如流感病毒）以其包膜上的刺突吸附在宿主细胞表面的特异受体（如糖蛋白、脂蛋白等）上。很多病毒无特殊的吸附结构，如大多数动物病毒，只能通过吞噬作用或胞饮作用被动地进入宿主细胞。

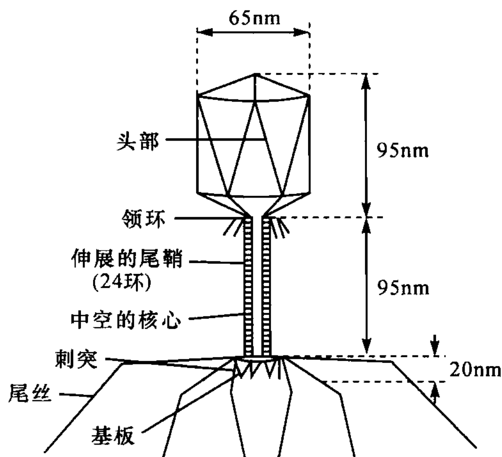


图14-5　大肠杆菌T4噬菌体的模式结构

2.侵入　病毒或其一部分进入宿主细胞的过程称为侵入。侵入方式与宿主细胞的性质有关。

（1）噬菌体的入侵　噬菌体T4吸附在大肠杆菌细胞壁上后，先是尾丝收缩，使尾管触及细胞壁，这时尾管的溶菌酶溶解接触处的细胞壁肽聚糖，并出现小孔，然后尾鞘收缩，把尾管推出插入细胞壁的小孔中，DNA就通过尾管注入细菌的细胞质中，而蛋白质留在菌体外（图14-6）。

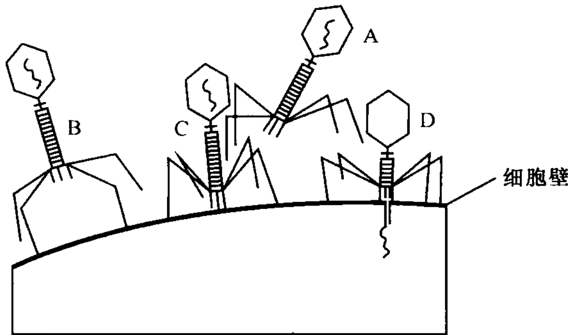


图14-6　大肠杆菌T4噬菌体的吸附和侵入模式图
A.未附着（游离）的噬菌体　B.用尾丝附着在细胞壁上　C.尾丝收缩　D.尾鞘收缩，将DNA“注射”到细菌细胞中

（2）动物病毒的入侵　侵入方式有：①胞吞，这是多数动物病毒的入侵方式（整个病毒入侵细胞）。②膜融合，包膜病毒通过其包膜直接与宿主细胞融合，把核衣壳释放到宿主细胞质中，如流感病毒和疱疹病毒。③直接穿过宿主细胞膜，如腺病毒这类裸露的二十面体病毒的入侵。

（3）植物病毒的入侵　其过程是被动的，通过植物伤口进入。主要有：①借具有刺吸式口器的昆虫刺吸损伤植物细胞而入侵。②借带病叶液与植物伤口相接触而入侵。③借人工嫁接时的伤口而入侵。病毒侵入植物细胞后可借助于植物细胞的胞间连丝在植物体内迅速扩散。

与噬菌体的不同的是，动、植物病毒是以整个核衣壳侵入的，侵入宿主细胞后必须先脱去衣壳，而后病毒核酸才能复制和转录，这一过程称为脱壳。脱壳过程与宿主的溶酶体以及自己的基因组部分转录并合成脱壳酶有关。

3.核酸的复制、转录与蛋白质的生物合成

（1）病毒核酸的复制与转录　病毒核酸的复制与转录可归纳为6种方式，见图14-7。其中，＋RNA或－RNA的这种复制称为全保留复制。逆转录病毒自身携带有逆转录酶，也都属于＋RNA病毒，它们是靠DNA中间体复制的。mRNA都是由－RNA、－DNA或±RNA、±DNA中的负链转录而来的。

（2）病毒蛋白质的生物合成　病毒一转录出其mRNA，就由这些mRNA合成出病毒蛋白质（酶、衣壳等）。其中，病毒DNA在寄主细胞中转录和翻译所需要的场所、ATP、酶和原料等条件均由寄主细胞提供。

T4噬菌体侵入宿主后，利用寄主细胞提供的聚合酶进行首次转录和翻译，得到的酶可用于病毒DNA其他基因的转录和翻译，产生病毒DNA复制所需的酶以及钝化宿主所需的蛋白质，最后控制合成组装子病毒所需的头部蛋白、尾部蛋白以及装配蛋白等。

4.装配　上述的病毒核酸和蛋白质是分别合成的，因而必须将它们组装在一起才能成为成熟的病毒粒

半保留复制 ±DNA　(−)DNA模板 → +mRNA
+衣壳 → 子病毒

① ±DNA病毒的复制与转录

(+)DNA → (−)DNA → 半保留复制 ±DNA 分离 → (−)DNA → +mRNA
→ (+)DNA +衣壳 → 子病毒

② +DNA病毒的复制与转录

±RNA (−)RNA模板 → (+)RNA → (−)RNA → (±)RNA (−)RNA模板 → +mRNA
(−)RNA模板
+衣壳 → 子病毒

③ ±RNA病毒的复制与转录

(−)RNA → +mRNA → RNA复制酶 → +RNA → −RNA → +mRNA
+衣壳 → 子病毒

④ −RNA病毒的复制与转录

+RNA　+RNA病毒 → (−)RNA → 半保留复制 ±RNA 分离 → (−)RNA → +mRNA
→ (+)RNA +衣壳 → 子病毒(+RNA病毒)

逆转录病毒　逆转录酶

(−)DNA → (+)DNA → 半保留复制 ±DNA 分离 → (−)DNA模板 → 前病毒RNA 加工 → +mRNA
+衣壳 → 子病毒(逆转录病毒)
可以 → 整合到宿主DNA分子中，成为前病毒且可与宿主DNA同步复制 (−)DNA模板 → 前病毒RNA

⑤⑥ +RNA病毒和逆转录病毒的复制与转录

图 14-7　六类病毒核酸的复制与转录(左上角的[核酸]为入侵时的病毒 DNA 或 RNA)

子。结构简单的病毒(如 TMV)是自体装配的，结构复杂的病毒(如 T4 噬菌体)是指导装配(即需要有一些非结构蛋白作指导)(图 14-8,9)。

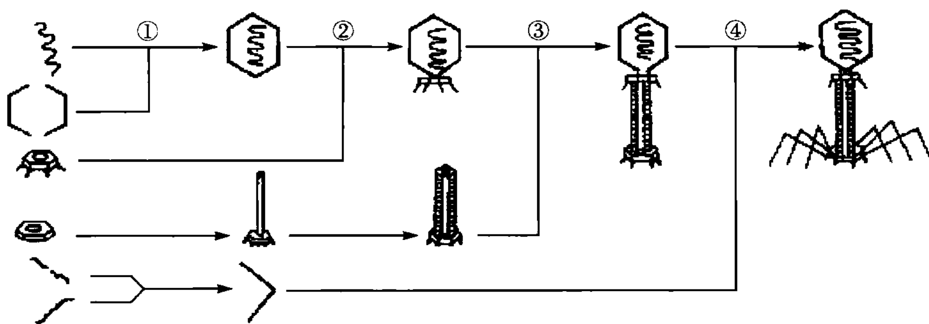


图 14-8　T 偶数噬菌体的装配过程

5. 释放　很多病毒借助于自身的降解宿主细胞壁或细胞膜的酶裂解宿主细胞。包膜动物病毒通过在细胞膜上的出芽来释放(图 14-9)，无包膜病毒通常通过细胞裂解而被释放。

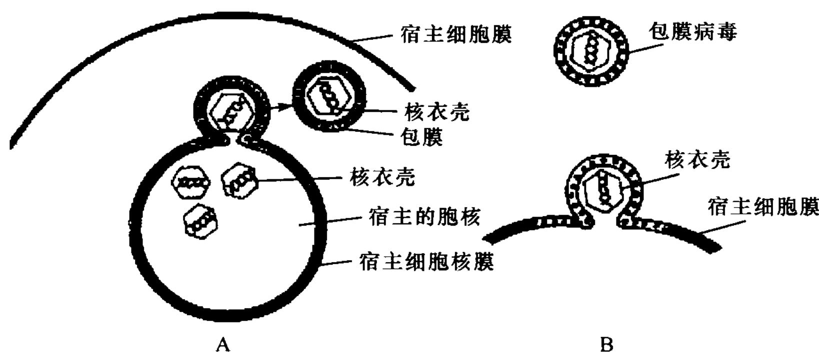


图 14-9　包膜病毒的装配示意图

A. 从宿主细胞核芽出时获得包膜　B. 从宿主细胞质膜芽出时获得包膜

（二）温和噬菌体与溶源性

有些噬菌体（如大肠杆菌 λ 噬菌体）侵染细菌后不产生子噬菌体和引起细胞裂解，这些噬菌体称为温和噬菌体或溶源性噬菌体。温和噬菌体侵染敏感细菌后不裂解它们，而与细菌共存的特性称为溶源性。

温和噬菌体侵染细菌后，其 DNA 整合到宿主细菌染色体 DNA 中。这种处于整合状态的噬菌体 DNA 称为前噬菌体。带有前噬菌体的细菌称为溶源性细菌。

溶源性细菌具有如下主要特性：①具有遗传的、产生前噬菌体的能力；②由于细菌内部或外界条件的作用会出现自发裂解或诱发裂解（图 14-10）；③对赋予其溶源性的噬菌体及其相关的噬菌体具有免疫性，因为前病毒的某些基因能编码一种阻遏蛋白阻抑病毒大部分基因的表达；④使宿主细菌获得新的遗传特性。如原来的不产生毒素的白喉棒杆菌被 β-棒杆菌温和噬菌体感染而溶源化时变成产白喉毒素的致病菌。自然界的细菌多数是溶源性细菌。

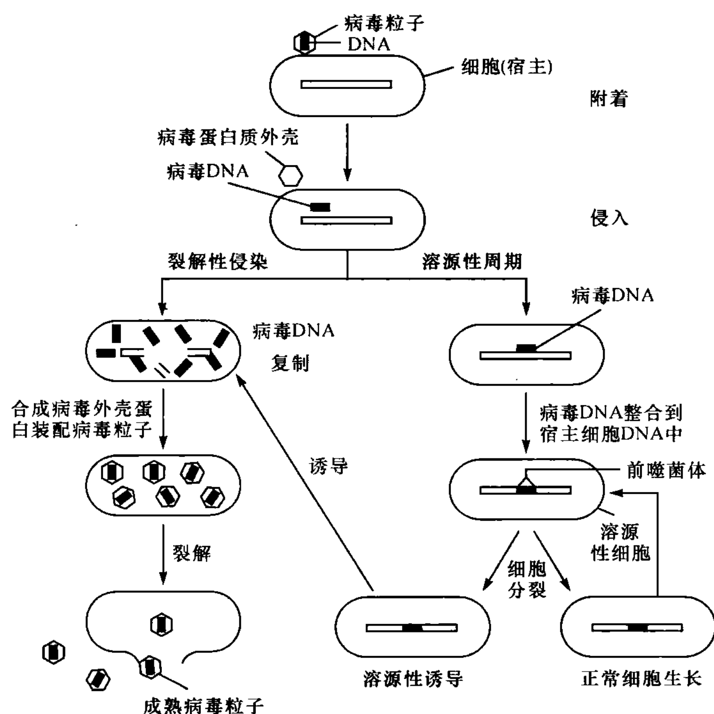


图 14-10　温和噬菌体的生活周期（示溶源性周期与裂解性侵染）

（三）烈性噬菌体与一步生长曲线

能在宿主细菌细胞内迅速增殖，产生大量子噬菌体并引起细菌裂解的噬菌体称为烈性噬菌体。烈性噬菌体的增殖周期如图 14-11 所示。

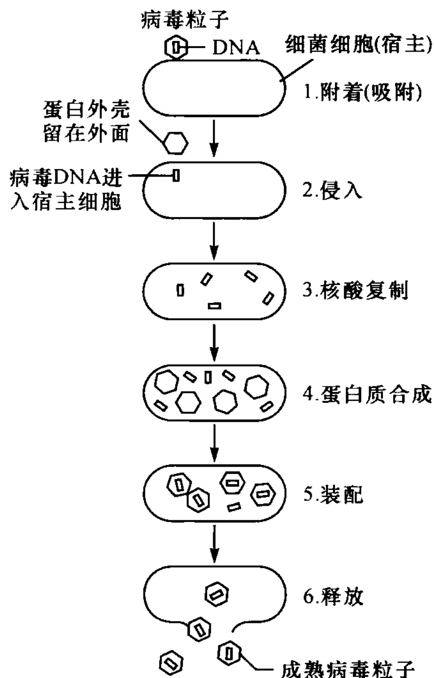


图 14-11　烈性噬菌体的增殖周期

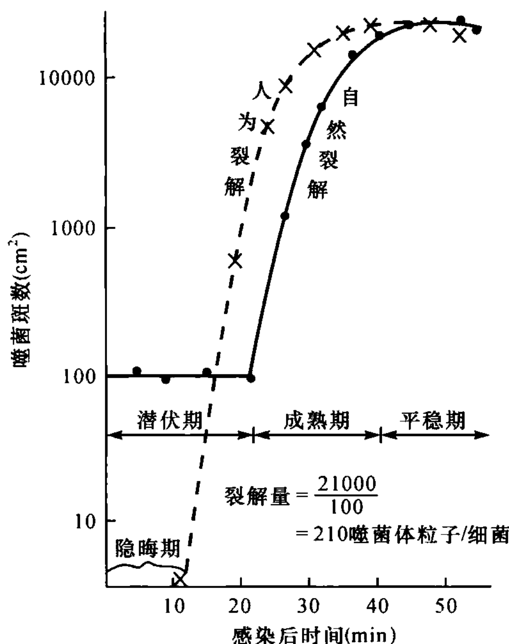


图 14-12　T4 噬菌体的一步生长曲线

定量描述烈性噬菌体增殖一次的实验曲线就是一步生长曲线（图 14-12），通常以感染时间为横坐标，以噬菌体效价（侵染性噬菌体数/mL 样品）为纵坐标。这个曲线说明，烈性噬菌体侵入宿主细胞后产生的大量子代噬菌体是在宿主细胞裂解时一次性释放出来的；还可以测定在一定的环境条件下，噬菌体的一个增殖周期所需要的时间。

四、病毒的分类群和分离、纯化

（一）分　类

几乎在所有的细胞生物种类中都发现有病毒的寄生。为此，人们习惯根据宿主种类将病毒分为：微生物病毒、植物病毒、无脊椎动物病毒以及脊椎动物病毒；有的就分为细菌病毒（即噬菌体）、真菌病毒、植物病毒和动物病毒。但必须指出，有的病毒群侵染一种以上的宿主生物。例如，痘病毒中就有侵染人的天花病毒和侵染昆虫的昆虫痘病毒；狂犬病毒既能侵染人也能侵染狗。

（二）分离和纯化

病毒是严格的活细胞内寄生的，必需利用寄主接种、鸡胚培养和细胞培养，可进行病毒的分离培养。例如，植物病毒稀释液可接种于敏感植物叶片，通过观察叶片的坏死斑或枯斑的形状、大小和颜色等特征来分离病毒。刚分离出来的病毒不纯，需要纯化。重复将一个坏死斑或枯斑中的病毒经适当稀释，接种到敏感叶片上，可获得纯系病毒。至少要连续三次分离纯化，每次所观察到的斑的大小和形态特征以及病毒粒的大小、形态、密度、化学组成、抗原性质和感染性等应保持均匀和一致，方可认为已达到纯化。

（三）理化因素对病毒感染性的影响

1. 物理因素的作用　如温度和各种辐射具有灭毒的作用。大多数病毒耐冷不耐热，离开机体后在室温下只能存活数小时。病毒对 γ 射线、X 射线、紫外线等各种射线比较敏感，易变性、钝化，受直射日光和紫外线照射后即失去传染性。

2. 化学因素的作用　如干扰素、pH、染料、乙醚、甲醛和非离子型去污剂等具有灭毒的作用。详见第十六章第四节“微生物生长的控制”。

五、病毒病

植物的很多疾病都是病毒引起的。伊凡诺夫斯基最早发现的滤过性病毒就是烟草花叶病的病原体。

人和动物的病毒病更是不胜枚举。例如，流感病毒、麻疹病毒、天花病毒、牛痘病毒、腮腺炎病毒、脊髓灰质炎病毒、疱疹病毒、流行性乙型脑炎病毒、人类艾滋病（即免疫缺陷症）病毒、猪瘟病毒、鼠瘟病毒、口蹄疫病毒、鸡新城疫病毒、人和小鼠禽类的白血病毒、狂犬病毒等（表 14-2）。

有些脊椎动物病毒有转化正常细胞成为癌细胞的能力。例如，人乳头瘤病毒引起人类多种良性皮肤和黏膜乳头瘤或疣以及宫颈癌；单纯疱疹病毒能引起唇癌和宫颈癌；乙型肝炎病毒可引发肝癌。

表 14-2　常见的脊椎动物病毒

常见类型	核酸	结构特点
人疱疹病毒，乙型肝炎病毒	dsDNA	有包膜，二十面体
痘病毒		砖型或卵型
新城疫病毒，冠状病毒	2 个相同的线状 ssRNA	有包膜，螺旋对称
人类免疫缺陷病毒（HIV）		有包膜，等轴对称
流感病毒	线状 ssRNA，多组分基因组	有包膜，螺旋对称
人脊髓灰质炎病毒	线状 ssRNA，单组分基因组	无包膜，二十面体
丁型肝炎病毒（δ 病毒）	环状 ssRNA	有包膜，二十面体

注：单组分基因组指一个病毒只含一个核酸分子。多组分基因组指一个病毒含有多个不同的核酸分子。

（一）艾滋病毒

艾滋病是由艾滋病毒（HIV，图 14-13）感染引起的一种人类获得性免疫缺陷症。HIV 是一种逆转录病毒，核心含有 2 个＋RNA、逆转录酶和核衣壳蛋白。HIV 主要侵染 T 细胞，也能侵染巨噬细胞、某些 B 细胞以及其他细胞。

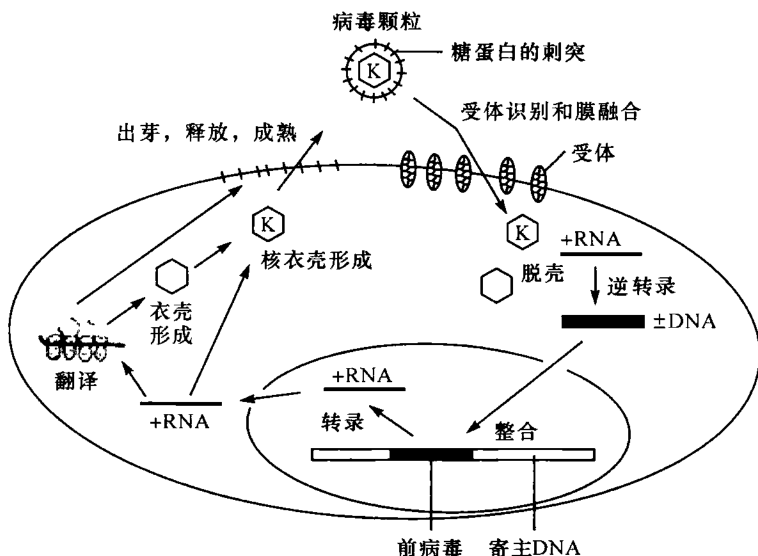


图 14-13　HIV 的繁殖

如图 14-13，HIV 的增殖过程是：①病毒粒子通过其包膜上的糖蛋白刺突与宿主细胞膜上的特异受体

结合。②经膜的融合，核衣壳进入细胞质内脱壳。③逆转录酶利用 HIV 的＋RNA 作为模板，经逆转录产生互补的－DNA，由－DNA 合成＋DNA 并形成(±)DNA，移到细胞核内整合到宿主的基因组中(即成为前病毒)。④前病毒活化时病毒－DNA 转录成＋RNA，有些＋RNA 可作为子代病毒＋RNA，有些＋RNA 被加工成 mRNA，在宿主细胞质核糖体上翻译成病毒蛋白质。⑤有的病毒蛋白质在内质网和高尔基体中加工与糖基化，然后运到并整合到宿主细胞膜上成为刺突。⑥有的病毒蛋白质与子代＋RNA 组装成子代核衣壳。核衣壳通过出芽的方式释放到细胞外，同时由宿主细胞膜提供包膜形成完整的有感染性的子代病毒，随血液而流至身体各处，再侵入新的细胞中。

前病毒能长期潜伏在宿主细胞中，并随宿主细胞的分裂而增殖，人的免疫系统对此无能为力。更重要的是，HIV 作为抗原分子，每侵染一次，产生的新病毒颗粒都会发生一些有别于原来病毒分子的变异，这就使寄主的抗体难于识别而不能把它们及时消灭。

(二)癌病毒

癌病毒能引起多种动物如蛙、鸡、仓鼠、小鼠、兔、马以及灵长类(猴)等的细胞癌变。癌病毒目前已经发现的至少有 100 多种，有的是 DNA 的，也有的是 RNA 的，RNA 癌病毒都属于逆转录病毒。例如，多形瘤病毒，是一种 DNA 病毒，能使实验小鼠细胞恶化。SV40 也是 DNA 病毒，能使仓鼠结缔组织生癌。实验动物最易发生的癌是乳腺癌，它的病原体是存在于乳腺中的一种 RNA 病毒。

癌病毒的基因组中有致癌基因，这种基因能编码一种能使细胞转化的蛋白质。当一个细胞的 DNA 整合有病毒 DNA 时(这时的病毒 DNA 称为前病毒)，这个细胞可以分裂产生很多带有前病毒 DNA 的子细胞。如果前病毒所含致癌基因在宿主细胞中得到表达，产生大量的转化蛋白，结果就使正常的寄主细胞转化为癌细胞。

六、亚病毒

1971 年以来，陆续发现了比病毒更为简单的生命形式。它们是类病毒(Diener，1971)、拟病毒(Randles，1981)、卫星病毒以及朊病毒(Prusiner，1982)。

(一)类病毒

类病毒是裸露的，仅含一个单链环状、相对分子质量小的 RNA 分子的病原体。发现的第一个类病毒是马铃薯纺锤形块茎病类病毒(PSTV)，这是一种导致马铃薯严重减产的病原体，棒状，无蛋白外壳。它仅含一个由 359 个核苷酸组成的单链环状 RNA 分子(相对分子质量约为 100000)。该分子内有很多碱基(约 70%)通过氢键配对而形成双螺旋区，未配对碱基则形成内环(图 14-14)。

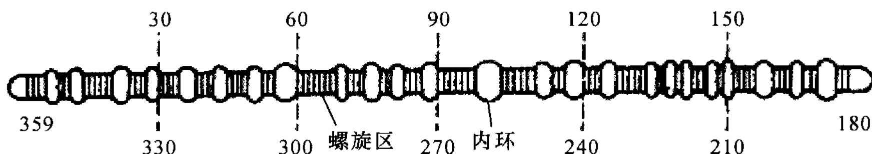


图 14-14　马铃薯纺锤形块茎病类病毒(PSTV)的结构

迄今为止所知的类病毒都是侵染植物致病的，例如，马铃薯纺锤形块茎病、柑橘裂皮病、菊花矮缩病、菊花褪绿斑驳病、椰子坏死病、黄瓜白果病以及酒花矮化病等。最近报道，动物中也有 DNA 类病毒。

类病毒 RNA 相对分子质量虽小，但能独立侵染寄主，侵入寄主后也能自我复制，不需要辅助病毒。

类病毒的发现，对生物学家探索生命起源提供了一个新的低层次的研究对象；对分子生物学家来说，类病毒是研究生物大分子结构与功能的绝好材料。

(二)拟病毒

1981 年以来，Randles 等陆续发现了多种拟病毒。拟病毒又称类类病毒、壳内类病毒或卫星 RNA，是指一类包裹在真病毒粒中的有缺陷的类病毒。被拟病毒"寄生"的真病毒又称为辅助病毒。拟病毒极其微小，一般只有裸露的 RNA(300～400 个核苷酸)，分子小，信息量很少，与辅助病毒基因组无明显的同源关系，必须依赖辅助病毒的复制酶才能进行复制(如多种植物卫星病毒)；不能编码自己的蛋白质外壳，并且必须利用辅助病毒的包膜蛋白才能感染寄主(如丁型肝炎病毒的辅助病毒是乙型肝炎病毒)。拟病毒也可干

扰辅助病毒的复制和减轻其对宿主的危害，因此正在研究将它们用于生物防治中。

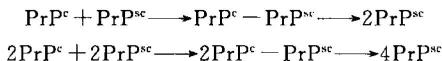
（三）卫星病毒

卫星病毒只有一个小片段的RNA或DNA，它们与拟病毒一样也依赖于另一种病毒的同时感染才能完成它的感染和复制过程，并且能干扰辅助病毒的复制；但卫星病毒基因组能编码自己的蛋白质外壳。大多数卫星病毒是与植物病毒同时发现的，如烟草花叶病毒的卫星病毒。广义上的卫星病毒包括了拟病毒。

（四）朊病毒

朊病毒是只含蛋白质而无核酸的糖蛋白分子，无免疫原性。朊病毒能侵入哺乳动物的细胞，在寄主细胞中繁殖，引起寄主中枢神经系统病变，并使之死亡。例如羊的摩擦症，患羊的一个症状是摩擦皮肤，发病很慢，最后死亡。朊粒算不算生物？朊粒不含核酸不具备复制转录功能，因而不像是生物；但朊粒有信号分子的作用，能使寄主细胞制造新的朊粒，因而具有繁殖的能力，似乎仍应算是生物。

有人根据朊粒蛋白（PrP^{sc}）的氨基末端序列合成寡核苷酸探针进行检测的结果发现，在正常的人和动物细胞的DNA中有编码朊粒蛋白（PrP^{sc}）的同分异构体（PrP^{c}）的基因，并且无论是否感染了PrP^{sc}，宿主细胞PrP^{c}基因转录的mRNA水平没有变化，说明PrP^{c}是细胞基因组表达的必然产物。经研究发现，PrP^{c}和PrP^{sc}的一级结构相同，只是二级结构有差异。有人认为，PrP^{sc}进入细胞后与PrP^{c}结合，形成$PrP^{c}-PrP^{sc}$复合体，导致PrP^{c}的构型转变为PrP^{sc}。如此周而复始，导致PrP^{sc}呈指数增长，即：



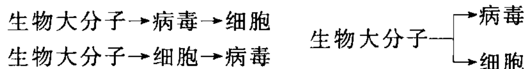
可见，按照这一假说，朊病毒算不上生物，只是相当于酶分子。

虽然有大量证据都支持上述关于朊病毒的说法，但目前还有人认为，朊粒中含有不能检测出来的极微量核酸；有人设想，朊粒蛋白进寄主细胞核中，诱导相关基因表达而产生朊粒蛋白；也有人假设，朊粒蛋白进入寄主细胞后，由朊粒蛋白→RNA→DNA，再由DNA转录和翻译出大量的朊粒蛋白。可见关于朊病毒还有待于进一步的研究。

七、病毒起源

病毒是不是生物？如果说它是不具细胞形态的原始生物，它却没有完整的酶系统，不能制造ATP，不能独立生活，离开了寄主细胞就只是一个没有生命的分子或复合物。如果说它不是生物，它却具有完整的按照生物界通用的遗传密码编制的程序，能控制特定活细胞的代谢。只此一点便足以说明它即使不是完整的生命，也是和生命以及生命进化有密切关系的。由于病毒离开了细胞就没有生命活动这一特性，多数人认为病毒不可能是细胞出现以前的“前细胞”生物，只能是细胞出现以后的产物。分子生物学家大多认为，病毒只是细胞中的一部分遗传物质加上一个外壳而形成的不完全生命。我们知道，细菌和酵母菌中有独立于染色体的质粒。质粒能复制自身，能拼接到染色体中，还能从一个细胞进入另一个细胞。多细胞生物染色体中有转座子，是能跳动移位的DNA序列。病毒和质粒、转座子都有相似之处。此外，病毒含有的一些基因常和寄主细胞的基因相同或相似，而和他种病毒的基因不同。所有这些来自分子生物学研究的结果，都有利于说明病毒来自细胞，是细胞中不断进化和逃脱出来的基因片段。这一看法虽占优势，却还不是最后的结论，还需继续研究。

综上所述，病毒的起源目前有三种主要观点：



第二节　原核微生物

原核生物与真核生物的主要区别见表14-3。在六界分类系统中，原核生物为一界，下分细菌门、蓝藻门和原绿藻门。细菌门包括真细菌和古细菌，真细菌主要有细菌（狭义的）、放线菌、立克次氏体、衣原体和支原体。本节先介绍细菌门的各主要类群。

表 14-3　原核生物与真核生物细胞的主要区别

特征		原核细胞	真核细胞
核	DNA 形态	环状，一个，其基因都是生命所必需	线形，多个，多细胞 DNA 的基因是选择表达的
	组蛋白	无，DNA 裸露	有，并与 DNA 结合成染色质
	核膜	无	有
	核仁	无	有
	真核	无	有
细胞分裂方式		无丝分裂（二分裂）	有丝分裂、减数分裂或无丝分裂
膜细胞器		无或有一些薄片或片层	有质体、线粒体、内质网、高尔基体和液泡等
核糖体		有，沉降系数 70S	细胞质中的 80S，细胞器中的为 70S
细胞质环状小 DNA		常存在，称为质粒，其基因不是生命所必需	存在于线粒体和质体
细胞质流动		无	有
呼吸链位置		细胞膜	线粒体内膜
与氧的关系		好氧、兼性好氧、厌氧	好氧，少数兼性，极少数厌氧
光合作用部位		细胞膜或细胞质中的膜结构	叶绿体
鞭毛		由鞭毛蛋白组成，不为 9(2)+2 型，中空	9(2)+2 型
细胞壁组成		主要为肽聚糖，没有纤维素	主要为纤维素、果胶质和几丁质等，没有肽聚糖
有性生殖		常无，少有	有
遗传重组方式		转导、接合等	有性生殖，准性生殖
细胞大小		1～10μm	10～100μm

一、细　菌

（一）细菌的形态

细菌细胞的大小不一，大的有 5μm×40μm，小的有 0.25μm×1.2μm 等。细菌细胞的形状和排列状态有多样，见图 14-15。

杆菌呈杆状，有的带有鞭毛，最常见的如大肠杆菌。球菌呈球状，较常见；根据其细胞的分裂面和子细胞分离与否，可分为单球菌（即球菌）、双球菌、链球菌、四联球菌、八叠球菌和葡萄球菌等（图 14-16）。螺旋菌呈螺旋状，较少见；根据螺旋程度的不同，可分为弧菌（螺旋不到一周的）、螺菌（螺旋 1～6 周的）和螺旋体（螺旋大于 6 周的）。

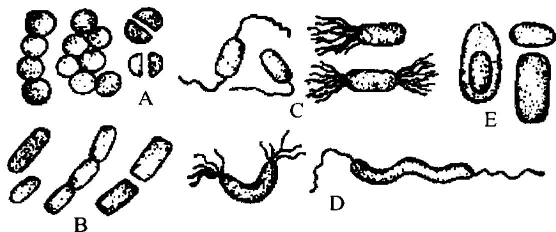


图 14-15　细菌形态

A. 球菌　B. 杆菌　C. 带鞭毛的杆菌　D. 弧菌及螺菌　E. 芽孢的形成

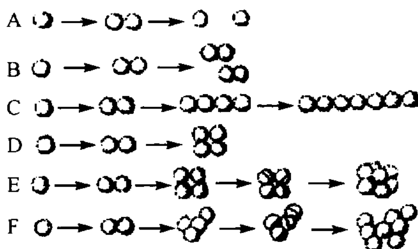


图 14-16　球菌细胞的分裂面与子细胞的排列状态

A. 球菌　B. 双球菌　C. 链球菌　D. 四联球菌　E. 八叠球菌　F. 葡萄球菌

上述三种是基本的细菌形态，还有罕见的其他形态，如梨状、叶球状、盘碟状、方形、星形及三角形等。

（二）细菌的细胞结构和功能

图 14-17 是细胞结构的模式图。其中的细胞膜、核区和细胞质以及细胞壁是一般细菌细胞共有的结构，被称为一般结构或不变结构，其余的结构只是某些细菌所特有，故称为特殊结构或可变结构，包括未在图中表示的菌鞘、附器、伴孢晶体和气泡等。

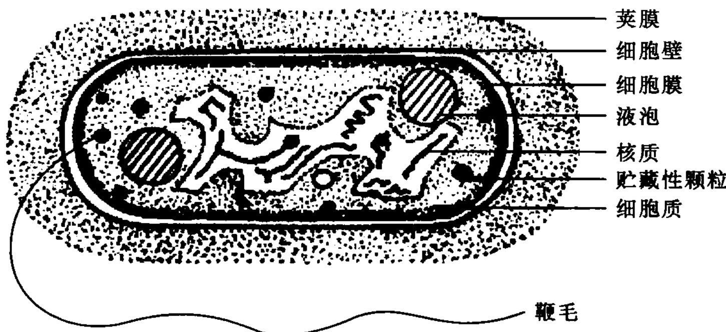


图 14-17　细菌细胞结构示意图

1. 细胞壁　除支原体外，几乎所有的细菌都有细胞壁。细胞壁不含纤维素，主要成分是含 N-乙酰胞壁酸的肽聚糖（古细菌没有肽聚糖），并呈网状排布。细胞壁赋予细菌细胞以强度和形状，还有保护作用。

（1）细菌的革兰氏染色　1884 年，丹麦医生 C. Gram 创建了一种可以把几乎所有的细菌分成革兰氏阳性菌（G^+）和革兰氏阴性菌（G^-）两大类的染色法，即革兰氏染色法。其主要的染色过程是：结晶紫初染，碘液媒染，形成紫色大分子复合物（透不出胞壁），使细菌呈深紫色；再用 95%的乙醇脱色，用番红等红色染料复色。其结果为：革兰氏阳性菌呈蓝紫色，革兰氏阴性菌呈浅红色。革兰氏阳性和阴性菌在许多生物学特性方面都有明显的区别，见表 14-4。

表 14-4　G^+ 和 G^- 细菌一系列生物学特性的比较

比较项目	G^+ 细 菌	G^- 细 菌
革兰氏染色反应	能阻留结晶紫而染成紫色	可经脱色而复染成红色
肽聚糖层	厚，层次多	薄，一般单层
磷壁酸	多数含有	无
外膜	无	有
脂多糖	无	有
类脂和脂蛋白含量	低（仅抗酸性的细菌含有类脂）	高
产毒素	以外毒素为主	以内毒素为主
对机械力的抗性	强	弱
细胞壁抗溶菌酶	弱	强
对青霉素和磺胺	敏感	不敏感
对链霉素、氯霉素、四环素	不敏感	敏感
碱性染料的抑菌作用	强	弱
对阴离子去污剂	敏感	不敏感
对干燥	抗性强	抗性弱
产芽孢	有的能	都不能

(2)细胞壁的构造与化学组成

①肽聚糖的分子结构　肽聚糖是由两种糖的衍生物，即N-乙酰葡萄糖胺(英文简写为G)和N-乙酰胞壁酸(英文简写为M)，以及短肽所组成。G与M通过β-1,4糖苷键重复交替连接成聚糖骨架，短肽借其肽键连接在聚糖骨架链的M上；相邻短肽互相交联形成高强度的网状结构(图14-18)。肽聚糖虽为极坚固的物质，但能被许多酶和抗生素所解体。溶菌酶能攻击聚糖链中G与M之间的β-1,4糖苷键而使细胞壁解体，青霉素、杆菌肽、环丝氨酸、万古霉素和枯草菌素等抗生素通过抑制或干扰肽聚糖合成而使细胞壁缺损。

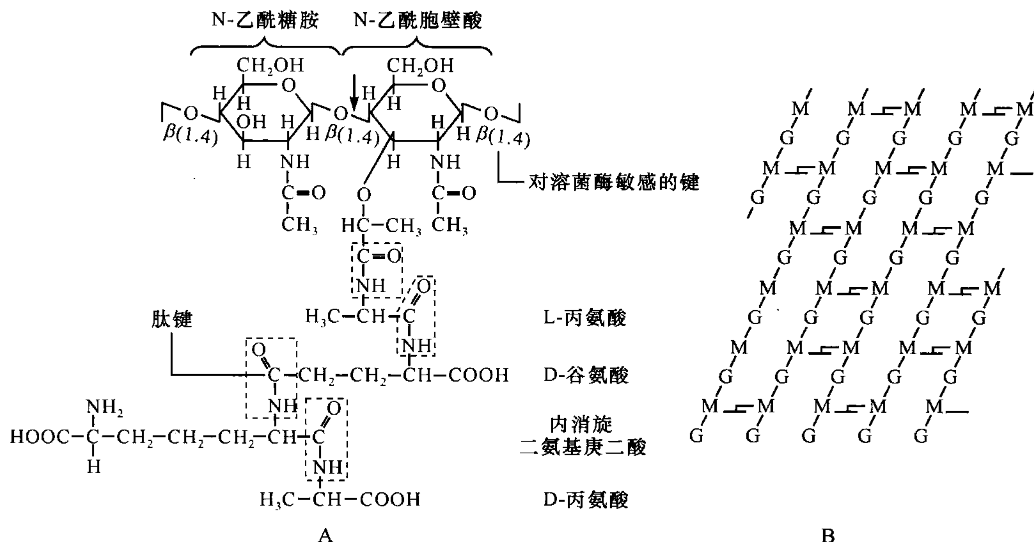


图14-18　肽聚糖的结构

A. 肽聚糖的单体结构　B. 肽聚糖的整体结构

(G为N-乙酰糖胺，M为N-乙酰胞壁酸，虚线表示肽的交联)

②G^+细菌细胞壁　在壁中，肽聚糖含量为50%～80%，肽聚糖层很厚，约由40层组成(图14-19,20)，此外还含有磷壁酸等多种特殊成分。磷壁酸是一种酸性多糖，既是细菌(G^+)的表面抗原物质，也是噬菌体吸附的受体位点。

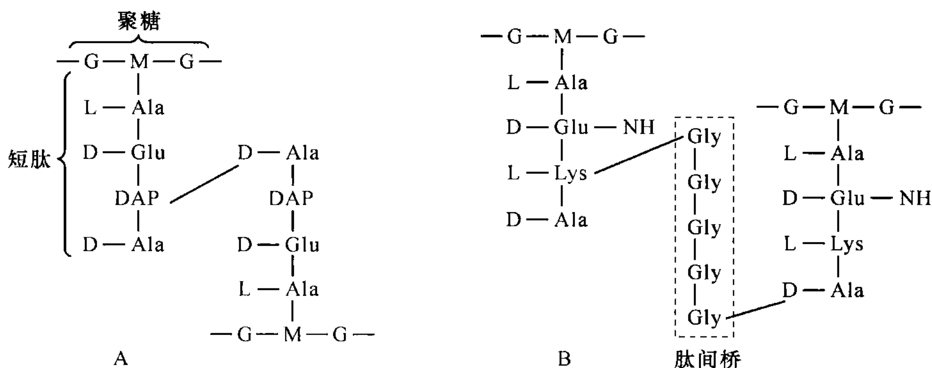


图14-19　革兰氏阴性与革兰氏阳性细菌细胞壁(示肽聚糖的短肽组成及其交联方式)

A. 大肠杆菌(G^-)　B. 金黄色葡萄球菌(G^+)　Ala:丙氨酸

Glu:谷氨酸　DAP:二氨基庚二酸　Gly:甘氨酸　Lys:赖氨酸

③G^-细菌细胞壁　不如阳性细菌的壁厚，大多数G^-细菌的肽聚糖只有一层，交联程度也更低。但细胞壁结构更复杂，在肽聚糖层外面还有一个膜样的，由磷脂双分子层、脂蛋白与脂多糖组成的外壁层(图14-20)。磷脂双分子层与细胞膜非常相似，只是其中插有跨膜的孔蛋白，脂蛋白位于外壁层内侧，连接着磷脂双分子层与肽聚糖层。磷脂与多糖紧密结合而形成G^-菌特有的脂多糖(图14-21)。脂多糖是细菌(G^-)

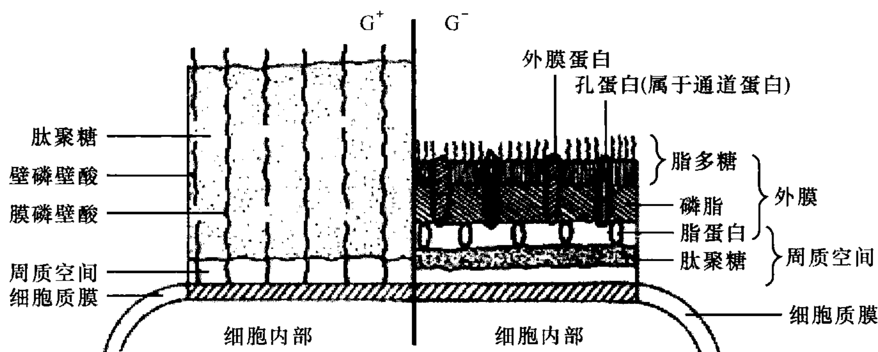


图 14-20 革兰氏阳性细菌(G^+)和革兰氏阴性细菌(G^-)细胞壁结构比较

的表面抗原物质,是许多噬菌体吸附的受体,也是细菌内毒素的物质基础,还可阻止溶菌酶、抗生素和染料等较大分子进入菌体。

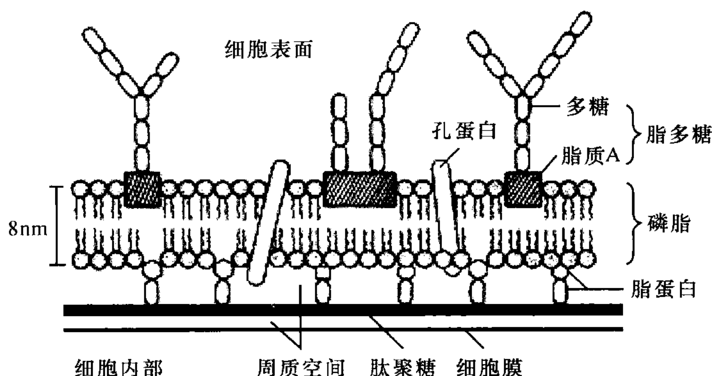


图 14-21 沙门氏菌(G^-)细胞壁结构模式图
(示脂多糖、脂质 A、磷脂、孔蛋白与脂蛋白的排列)

(3)细菌革兰氏染色的原理 细菌对革兰氏染色的反应主要与其细胞壁的通透性有关。革兰氏阳性细胞壁肽聚糖的含量与交联程度均较高,层次也多,所以细胞壁较厚,壁上的间隙较小,媒染后形成的结晶紫一碘复合物就不易脱出细胞壁,加上它基本上不含脂类,经乙醇洗脱这一步后,细胞壁非但没有出现缝隙,反而因肽聚糖层的网孔脱水而变得通透性更小,结果蓝紫色的结晶紫一碘复合物就留在细胞壁内而呈蓝紫色。革兰氏阴性细菌的肽聚糖含量与交联程度较低,壁上的孔隙较大,再加上细胞壁的脂质含量高,乙醇洗脱后,细胞壁因脂质被溶解而孔隙更大,所以结晶紫一碘复合物极易脱出细胞壁,酒精脱色后成无色,经过沙黄复染,结果就呈现沙黄的红色。

(4)细胞壁主要功能 固定细胞外形;协助鞭毛运动;保护细胞免受外力的损伤,G^+ 细菌细胞壁可抵御1515～2533.1kPa(15～25 个大气压),G^- 细菌为 506.6～1013.3kPa(5～10 个大气压);阻拦有害物质进入细胞,细菌细胞壁可阻拦相对分子质量超过 800 的抗生素透入。

2. 细胞膜

(1)成分和结构 细菌的细胞膜在成分和结构上与真核细胞很相近;只是古细菌的磷脂分子中不存在脂肪酸而是植烷醇,即使在真细菌中的膜磷脂组分也有很大差异。

(2)特殊功能 ①参与膜脂、细胞壁各种组分以及荚膜等的生物合成。②参与产能代谢,细菌中的电子传递链和 ATP 合成酶均位于细胞膜。③分泌细胞壁和荚膜成分、胞外蛋白(各种毒素、细菌溶菌素)以及胞外酶(青霉素酶、蛋白酶、淀粉酶等)。④参与 DNA 复制与子细菌的分离。

3. 内膜系统 许多革兰氏阳性细菌、光合细菌、硝化细菌、固氮菌等的细胞膜内凹延伸或折叠成为形式多样的内膜系统,以提供为某种功能所需要的更大面积。有些细菌的内膜系统已有专门名称,如间体、载色体和羧酶体。载色体含有光合色素和电子传递组分,是光合作用的场所。间体又称中体,多见于 G^+ 菌,

是由细胞膜内褶形成的一种管状、层状或囊状结构，是呼吸电子传递链组分中主要存在的部位；促进细胞分裂时形成细胞壁横隔，特别是与 DNA 复制和核区的分裂有关；有的间体还参与某些酶如青霉素酶的分泌。

4. 细胞质及其内含物　细胞质由基质和颗粒两部分构成。基质主要含有可溶性酶类和 RNA，颗粒部分主要有核糖体、贮藏性颗粒、载色体以及质粒等，少数细菌还有羧化体、伴胞晶体和气体等。

核糖体为 70S，由 30S 和 50S 两个亚基组成。链霉素等抗生素通过作用于 30S 亚基而抑制细菌蛋白质的合成，而对人的 80S 核糖体不起作用，故可以用链霉素治疗细菌引起的人的疾病。

5. 核区与质粒

(1)核区　细菌无真正的细胞核，无核膜核仁，在菌体中有一个 DNA 所在的核区。核区只含有一个大型双链环状的 DNA，且高度缠绕，其中央部位还有 RNA 和支架蛋白，但没有组蛋白与之结合。细菌无典型的染色体结构，但通常都称核区中的 DNA 为染色体 DNA，该 DNA 中有一定比例（约 1%）的碱基被甲基化，其中以腺嘌呤居多。甲基可以保护 DNA 不受自身的限制性核酸内切酶的作用。

(2)质粒　质粒是某些细菌中染色体以外的遗传成分，是小型环状双链 DNA，上面携带有决定细菌某些遗传特性的基因，如接合或致育、抗药、产毒、致病、固氮、产生抗生素和色素等次级代谢产物或形成芽孢等，这些基因的表达与否和细菌本身的基本生命活动无关，但能提高其适应某些特定环境的能力。质粒能独立于核之外存在并复制，每个细菌中可有 1 个、2 个或多个，也可能没有。多数质粒会自行或经某种理化因子处理而消失。有的质粒能整合到染色体 DNA 中，在染色体的控制下与染色体一起复制。所以质粒是很好的基因载体，已广泛应用于基因工程的研究中。

6. 细菌细胞的特殊结构　一般包括糖被、鞭毛、菌毛和芽孢等。其中，有的糖被覆盖于单个细菌的表面成荚膜或黏液层，有的糖被却是覆盖于整个菌群的外表面而成为菌胶团。

(1)荚膜　在某些细菌细胞壁外存在着一层有固定层次的糖被称为荚膜。

①荚膜的主要成分　为多糖、水、多肽或蛋白质。以多糖为主，包括纯多糖（葡聚糖和纤维素）、杂多糖、肽多糖等。其具体组分因细菌种类而有差异。

②荚膜的主要功能　a. 保护细菌免受严重缺水的损害；b. 对某些致病菌如 S 型肺炎双球菌而言，可保护自身免受寄主白细胞吞噬（因为荚膜亲水且带正电）和噬菌体的吸附；c. 充当贮藏营养物，以备营养缺乏时利用；d. 通过荚膜或有关构造可使菌体附着于适当的物体表面；e. 是主要的表面抗原，是某些病原体的毒力因子，如 S 型肺炎双球菌荚膜能增强毒性（该菌的毒性主要是内毒素所致）。

(2)鞭毛　鞭毛是细胞质膜的衍生物，其数目从 1 根到菌体周身均有，因而有单毛菌、丛毛菌和周毛菌之分。鞭毛很细，不过 15nm，不含微管蛋白，无 9(2)+2 模式，和真核细胞鞭毛没有同源关系。G^+ 和 G^- 菌鞭毛结构不同。鞭毛具有运动的功能。

(3)菌毛　G^- 菌多有菌毛，G^+ 菌中仅少数有之。菌毛可分为普通菌毛和性菌毛两种。普通菌毛有无由染色体基因决定，数目多，分布于周身，不参与运动，但赋予细菌黏附的能力等。G^- 菌的性菌毛的有无由质粒基因决定，性菌毛只存在于大肠杆菌等肠道细菌的雄株（F^+）菌的表面，数目较少，一般仅有 1～10 根，参与细菌接合生殖，向雌菌传递遗传物质。

(4)芽孢　为数不多的产芽孢细菌在其生长发育的后期，可在细胞内形成一个圆形或椭圆形的、壁厚的、含水量低的、抗逆性强的休眠体称为芽孢。每个细菌一般只产生一个芽孢，所以芽孢不是细菌的繁殖体。绝大多数产芽孢细菌属于 G^+ 菌，有强致病能力。芽孢形状、位置和大小因菌种而异（图 14-22），故是分类的依据之一。

①成熟芽孢的结构（图 14-23）　①芽孢外壁是一保护层，主要成分是蛋白质、脂质和糖类，透性极差。有的芽孢没有这一层。②芽孢衣一或几层，主要成分是蛋白质，且多为疏水性的角蛋白；结构非常致密，通透性差，能抗酶解、抗药物。③皮层很厚，主要由一种为芽孢特有的肽聚糖和吡啶二羧酸钙（DPA－Ca）组成，它们赋予芽孢极高的抗热性；皮层渗透压极高。④核心，含水量极低，有利于抗热和抗化学药物；其中的芽孢壁可发育成新细胞的壁，芽孢膜可发育成新细胞的质膜。

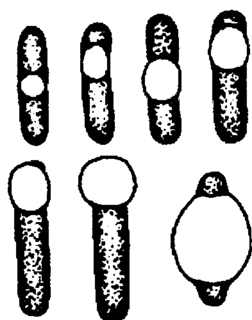


图 14-22 细菌芽孢和菌体形态的几种类型

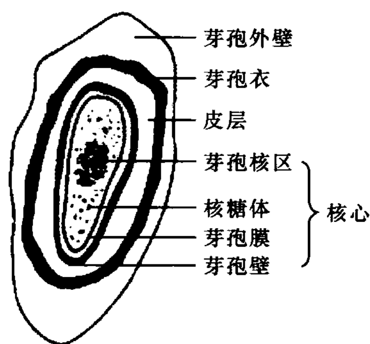


图 14-23 巨大芽孢杆菌成熟芽孢

②成熟芽孢的作用　芽孢有极强的抗热、抗辐射、抗化学药物、抗酶解、抗静水压和抗旱等抗逆能力。肉毒梭菌的芽孢在 100℃沸水中，经过 5.0～9.5h 才被杀死；到 121℃，平均要经过 10min 才能杀死。

③细菌什么时候产生芽孢　芽孢形成通常在必需的养料耗尽而停止生长(即在细胞增长曲线中过了对数期转入稳定期)时发生的。

(5)伴孢晶体　有少数产芽孢的细菌，如苏云金芽孢杆菌在其芽孢旁边还形成菱形的碱溶性蛋白晶体——伴孢晶体(图 14-24)。伴孢晶体(即 δ-内毒素)能杀死多种昆虫(尤其是鳞翅目)的幼虫，对人畜无害。伴胞晶体本身并无毒性，伴胞晶体进入虫肠后，在虫肠液溶解成晶体蛋白片段，而后又在虫肠液蛋白酶的作用下激活成毒素核心片段而杀死昆虫。

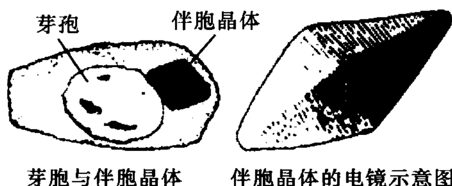


图 14-24 苏云金芽孢杆菌的伴孢晶体

(三)细菌的繁殖

1. 二分裂　细菌最普遍和最主要的繁殖方式是二分裂。分子生物学研究表明，细菌二分裂时细菌 DNA 先复制，接着形成横隔壁，最后子细胞分裂。电镜观察表明，大肠杆菌与枯草杆菌等细菌的 DNA 与细胞膜向内凹陷的部分——间体是相连的，DNA 复制前，由于细胞膜生长，在原间体邻近形成一新的间体，一般 DNA 断裂并以其一端附着在新的间体上，两股 DNA 分别复制，形成两分子子 DNA，此时，由于细胞膜物质的增加，使得两个子 DNA 分离。随之，在中央部位形成横隔壁，菌体一分为二成两个细菌，每个细菌拥有一个 DNA 分子(图 14-25)。

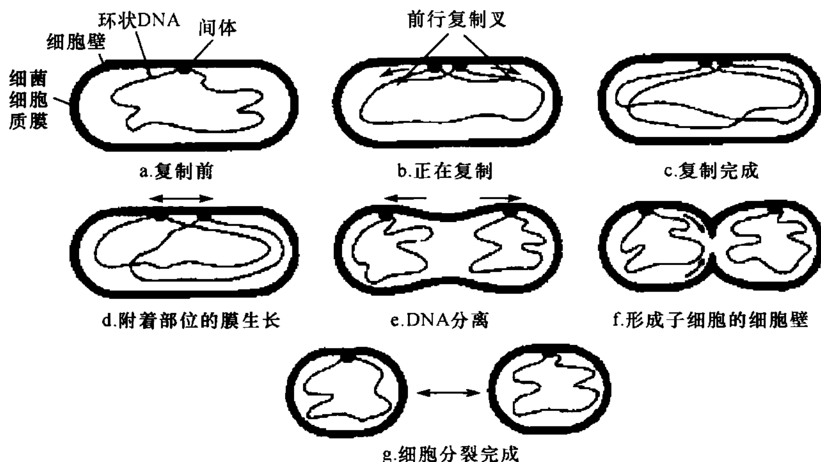


图 14-25 大肠杆菌二分裂的模式图(包括其 DNA 复制)

2. 其他繁殖方式　少数细菌还可以其他方式进行无性繁殖，主要有：①柄细菌的不等二分裂（图 14-26）；②生丝微菌、红微菌等的出芽繁殖（图 7-27）；③某些绿色硫细菌的三分裂（图 14-28）等。

此外有少数菌可进行接合生殖，但频率极低。

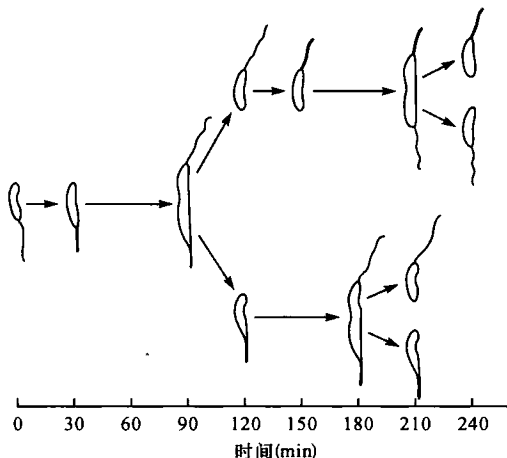


图 14-26　柄细菌不等二分裂过程

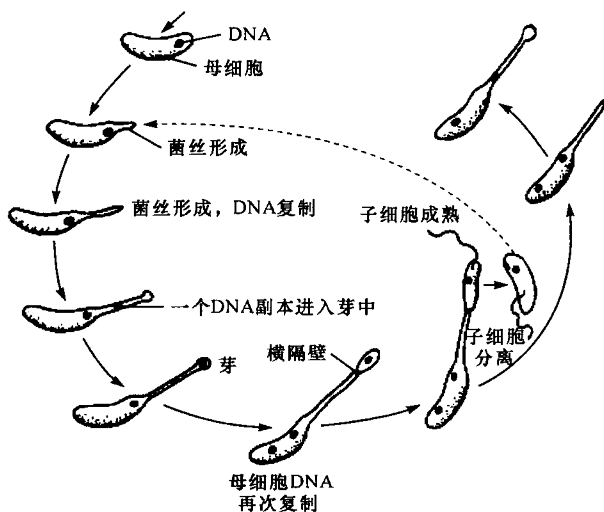


图 14-27　生丝微菌出芽繁殖的各个时期

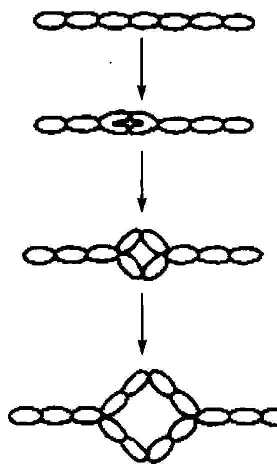


图 14-28　格形暗网菌的三分裂繁殖

（四）细菌染色

由于细菌细胞极其微小且透明，因此用水浸片或悬滴法在光镜下进行观察时，只能看到其大体形态和运动情况。若要看清其细微形态和主要构造，一般要对细菌进行染色。细菌染色法概括如下（图 14-29）：

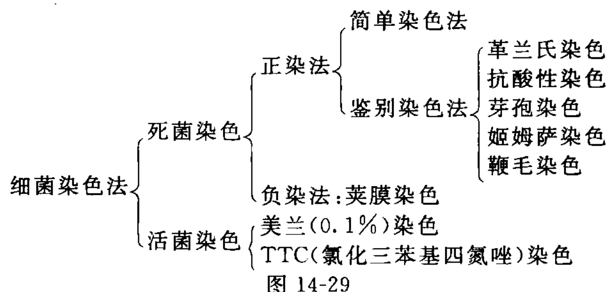


图 14-29

（五）细菌的菌落

1. 什么是菌落和菌苔　单个微小的细菌用肉眼是看不到的，但当在固体培养基上生长、繁殖时，产生的大量细胞以此母细胞为中心而聚集在一起，形成一个肉眼可见的、具有一定形态结构的子细胞群，称为菌落。当一个固体培养基表面有许多菌落连成一片时，便称为菌苔。

2. 菌落的特征及影响因素

（1）菌落的共同特征　在固体培养基上且在一定条件下形成的菌落特征，有其菌种的稳定性，但不同细菌的菌落有共同的特征：湿润、黏稠、易挑起（菌体和基质结合不紧密），质地均匀及菌落各部位的颜色一致等。

（2）菌落特征的影响因素

①不同菌种的菌落特征　如无鞭毛、不能运动的细菌，特别是球菌，常形成较小、较厚、边缘较整齐的菌落；有鞭毛的细菌菌落则较大而且扁平，边缘波状、锯齿状。有荚膜的细菌菌落较大并且表面光滑；无荚膜者则表面粗糙。具芽孢的细菌菌落表面常有皱褶并且很不透明。

②环境条件（如不同的培养基）也影响菌落的特征。

（3）纯种细胞群的获得和研究菌落的意义　一个菌落可由单个或多个细菌细胞繁殖而来。若一个菌落是由一个细菌繁殖而来，则这个菌落就是一个纯种细胞群或称克隆。足够稀释菌液后在固体培养基中培养，便可获得一个个纯种细胞群的菌落。所以一定条件下形成的菌落在菌种的鉴定、分离、纯化、选育等方面有广泛的用途，在基因工程中亦得到普遍的应用。

细菌在液体培养基中不能形成菌落，但使培养液混浊，或在液体表面形成菌膜，或产生絮状沉淀。

（六）细菌与自然界及人类的关系

1. 细菌在自然界物质循环中起重要作用　细菌是生态系统中最主要的分解者。根瘤菌、硝化细菌和反硝化细菌在自然界氮循环中起必不可少的作用。还有与硫循环有关的细菌，等等。

2. 细菌对人类的益处和害处　细菌广泛存在于空气、水、土壤中。细菌在工业、农业、医药卫生等方面益大于害。

（1）细菌对人类的益处　工业上利用细菌生产的工业品很多。例如枯草杆菌用于皮革脱毛、丝绸脱胶、棉布脱浆以及生产蛋白酶和淀粉酶。还有谷氨酸短杆菌、乳酸杆菌、醋酸杆菌等的应用。农业上腐生细菌能分解有机农肥，提高土壤肥力。根瘤菌固氮，为植物提供氮。有些菌可用于防治害虫。医药卫生上，人们将减低毒性的病原菌制成疫苗和获得抗血清，用于预防和治疗疾病。如卡介苗预防结核病，白喉抗血清治疗白喉等。

（2）细菌对人类的害处　细菌中的某些病原菌可以使人患病。发酵工业会因细菌污染而遭受减产。农业上许多植物病害由细菌所致。

细菌在自然界及国民经济中作用巨大。我们应努力开发利用细菌资源，控制有害的一面。

二、放线菌

放线菌是一大类形态极为多样（杆状到丝状）、多数呈菌丝状生长和孢子繁殖的、陆生性强的革兰氏阳性原核微生物。放线菌在自然界分布极广，以土壤中为最多。

（一）放线菌的形态结构

放线菌的形态极为多样，从简单的杆状、偶尔有菌丝生长到严格以菌丝生长的各种类型都有。它们的共同特征是：革兰氏阳性（偶有阴性），营养期通常不运动和（G+C）摩尔百分比高。现以典型的丝状放线菌——链霉菌来说明放线菌的一般形态结构。

链霉菌属现已认识的有500多种。泥土散发的“泥腥味”大多数情况下是链霉菌产生的土腥味素所致。在放线菌所产生的抗生素中，链霉菌产生的占了绝大多数。

链霉菌的营养生长阶段以菌丝状态生长，菌丝常无横隔，内含多核区，所以一般认为是单细胞的。细胞壁的主要成分是肽聚糖。菌丝体的菌丝有基内菌丝和气生菌丝之分（图14-30）。基内菌丝又称营养菌丝，分布在基质表面和内部，较细，颜色较淡，能产生多种水溶性的色素（有遗传特异性）。其主要功能是吸收营养和排泄代谢废物。

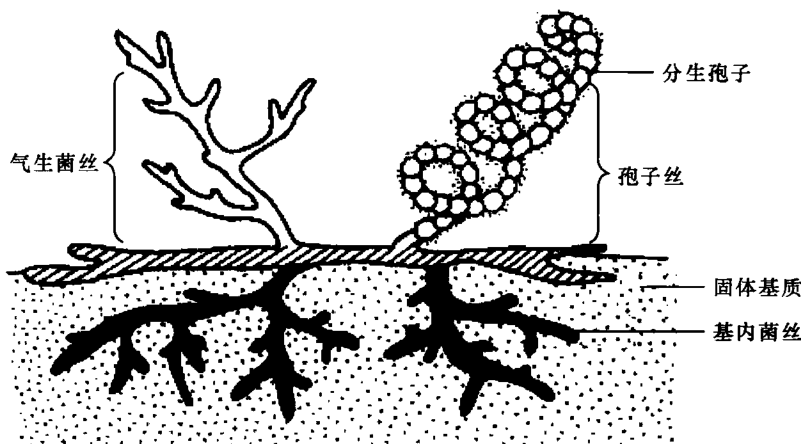


图 14-30 链霉菌一般形态结构的模式图

气生菌丝实际上是由基内菌丝伸向空间的、较粗和颜色较深的菌丝。成熟时,气生菌丝特化形成孢子丝,上生成串的分生孢子。链霉菌的孢子丝和分生孢子的形状多样,是遗传的。

链霉菌的基内菌丝、气生菌丝、孢子丝和孢子,产生各种颜色的色素而使菌落呈现相应的颜色。由于基内菌丝和分生孢子所产生的色素往往不一样,所以链霉菌菌落的正反面颜色常常不一致。

在形态上,由于放线菌是丝状的,与真菌的菌丝类同,因此放线菌在固体培养基上产生的菌落不同于细菌而更像真菌的菌落:干燥、难以挑起(菌丝插入基质中)和表面呈丝绒状。此外,放线菌菌落还有不透明且正反面颜色不一致的特点。

(二)放线菌的繁殖

大多数放线菌以分生孢子繁殖。分生孢子主要通过横隔方式形成:气生菌丝顶端先波曲成孢子丝,然后形成横隔,分别形成一个个细胞,细胞成熟即成一串分生孢子。

有的放线菌以孢囊孢子或通过菌丝断裂的方式繁殖。

(三)放线菌与自然界及人类的关系

1. 放线菌在自然界物质循环中的作用 营腐生生活的放线菌在生态系统中是分解者;有的放线菌可用于污水处理;某些放线菌如弗兰克氏菌能与非豆科植物共生固氮,等等。

2. 放线菌对人类的益处与害处

(1)放线菌对人类的直接益处 ①全世界三分之二的抗菌素是放线菌产生的。如链霉素、红霉素、四环素、环丝氨酸、土霉素、氯霉素、抗肿瘤的自力霉素和争光霉素、抗结核杆菌的卡那霉素和庆大霉素,以及可抑制细菌、病毒和肿瘤的多霉素都是放射菌产生的。②有的放线菌可用于生产维生素 A 和 B_{12}、酶制剂等。③防治水稻纹枯病的井冈霉素、对白顺枯病有效的蚁霉素等也是放线菌产生的。④有些诺卡氏菌可用于石油脱蜡、烃类发酵及污水处理中分解腈类化合物。

(2)放线菌对人类的害处 营寄生生活的放线菌,可引起人、动物和植物病害。

三、其他真细菌

(一)立克次氏体

立克次氏体是为纪念美国病理学家 H. T. Ricketts 发现它后不幸因感染此菌去世而命名的。

1. 形态结构特点 立克次氏体的形态结构和有些特性与细菌相似。细胞大小(0.3～0.7μm)×(1～2μm),类球形、杆状或丝状,不能通过细菌滤器(个别例外),革兰氏染色阴性,细胞膜结构疏松而“渗漏性”较大,细胞壁含胞壁酸。

2. 生理特点和生活习性 立克次氏体为专性寄生菌,必须寄生在寄主活细胞中,其原因是:①其细胞膜“渗漏性”大;②细胞中的酶系统不完全,其中的能量代谢极其有限,只能氧化谷氨酸。

立克次氏体为虫媒寄生菌,必须由蚤、螨、蜱等吸血节肢动物作为媒介而传播,可引发人类流行性斑疹

伤寒、地方性斑疹伤寒等疾病；大多数不能用人工培养基培养，必须用鸡胚等活组织以及实验动物（小鼠、大白鼠和猴等）进行培养；以二分裂方式繁殖；它们对许多抗细菌的抗生素敏感。

（二）衣原体

目前认识到的只有沙眼衣原体和鹦鹉衣原体。

1. 形态结构特点　衣原体是一类比立克次氏体小，球形或椭球形，直径 0.2～1.5μm，能通过细菌滤膜，革兰氏染色阴性的细胞壁（不含肽聚糖）。

2. 生理特点和生活习性　衣原体为专性寄生菌，必须寄生在寄主活细胞中；它是已知细胞型微生物中独立生存能力最差的一类生物，酶系统不完全，没有产能系统，ATP 全部来自寄主，因而只能在鸡胚等活组织中培养。

衣原体的原体通过寄主细胞的吞噬作用而直接感染寄主。

（三）支原体

支原体是已知的最小的能在细胞外培养生长的原核生物。

1. 形态结构特点　支原体又称胸膜肺炎微生物，没有细胞壁，菌体柔软，细胞形状易变多样，球形到不规则的分支丝状都有，直径为 0.1～0.3μm，是已知细胞生物中最小的个体，可变形通过细菌滤器。革兰氏染色阴性。

2. 生理特征和生活习性　支原体有酶系统，能够独立生活，常生活在污水、土壤或堆肥土中。体外培养的要求苛刻，需用含血清、酵母膏或固醇等营养丰富的复合培养基。一般以二分裂方式繁殖，有时也出芽繁殖。对青霉素和溶菌酶（它们都作用于肽聚糖）不敏感，而对四环素、土霉素等影响蛋白质合成的抗生素、表面活性剂（肥皂等）和醇类敏感。

支原体很多不致病，少数种类可引起人、畜、禽的疾病，可引起植物黄化病、矮缩病等。

支原体、立克次氏体、衣原体和病毒比较如表 14-5 所示。

表 14-5　支原体、立克次氏体、衣原体和病毒的比较

<table>
<tr><th>比较项目</th><th>支原体</th><th>立克次氏体</th><th>衣原体</th><th>病毒</th></tr>
<tr><td>细胞构造</td><td colspan="3">有</td><td>无</td></tr>
<tr><td>含核酸类型</td><td colspan="3">DNA 和 RNA</td><td>DNA 或 RNA</td></tr>
<tr><td>核糖体</td><td colspan="3">有</td><td>无</td></tr>
<tr><td>细胞壁</td><td>无</td><td>有（含肽聚糖）</td><td>有（不含肽聚糖）</td><td>无</td></tr>
<tr><td>细胞膜</td><td>有（含甾醇）</td><td colspan="2">有（无甾醇）</td><td>无</td></tr>
<tr><td>繁殖时个体完整性</td><td colspan="3">保持完整</td><td>不保持完整</td></tr>
<tr><td>独立合成大分子能力</td><td colspan="2">有</td><td colspan="2">无</td></tr>
<tr><td>产 ATP 系统</td><td colspan="2">有</td><td colspan="2">无</td></tr>
<tr><td>对抑制细菌抗生素的反应</td><td>敏感（对抑制细胞壁合成者例外）</td><td>敏感</td><td>敏感（青霉素例外）</td><td>有抗性</td></tr>
</table>

（四）螺旋体

螺旋体（图 14-31）是一群形态结构和运动机理独特的单细胞原核生物。细胞细长，（(0.1～3.0)μm×(3～500)μm）、螺旋状（螺旋 6 周以上）、极柔软易弯曲、无鞭毛，但能作特殊的弯曲扭动或蛇样运动。

螺旋体以二分裂方式繁殖。广泛分布于水生环境和动物体中。哺乳动物肠道和睫毛表面、白蚁的肠道、软体动物躯体和反刍动物瘤胃中都有螺旋体。有的会引起梅毒等一些皮肤病。

四、古细菌

古细菌是一类很特殊的细菌，其细胞壁的结构和化学成分极为多样，不含肽聚糖，有的只在细胞膜外有

一个蛋白质表层；细胞膜中的脂类不含脂肪酸而有植烷醇的基团；RNA 聚合酶和真核细胞的 RNA 聚合酶相似而和其他原核细胞不同；核糖体中有一种蛋白质也是和真核细胞相似而和其他原核细胞不同等。这些特点使古细菌与上面所讲的各类细菌，即“真细菌”截然分开而成为细菌中独特的一类。

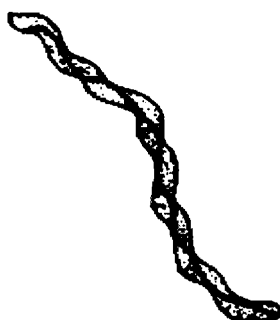


图 14-31　朱氏螺旋体的细胞结构(示轴丝)

在死海、盐湖(含 25% NaCl 以上)的盐菌，在高温酸性环境的如含硫温泉中的亲热酸菌，以及甲烷菌等都属古细菌。古细菌可分为嗜热细菌和嗜盐细菌。

(一)嗜热细菌

嗜热细菌只有在高温下才能良好地生长。迄今为止已分离出 50 多种嗜热细菌。在这些细菌中有一种最抗热的菌株(*Phyolobous fumarii*)，在 105℃下繁殖率最高，甚至在高达 113℃也能增殖。20 世纪 70 年代在深海热泉口的高温海水中(350℃～400℃)，也发现了嗜热古细菌。

由于古细菌所栖息的环境和地球发生的早期有相似之处，如高温、缺氧等，也由于它们在生化组成以及生化代谢上的特征，它们可能代表古老的细菌。它们保持了古老的形态，很早就和其他细菌分手了。所以有人主张将古细菌从原核生物中划出，成为与原核生物、真核生物并列的一类。

(二)嗜盐细菌

嗜盐细菌能在极端的盐环境中生长和繁殖，特别是在天然的盐湖和太阳蒸发盐池中生存。由渗透势原理可知，高盐溶液中的细胞将失去更多的水分，成为脱水细胞。而嗜盐细菌可产生大量的内溶质或保留从外部取得溶质的方式来维持自身的生存，如嗜盐杆菌在其细胞质内浓缩了高浓度的氯化钾，其中有一种酶只有在高浓度的氯化钾中才有活性，才能发挥其功能。而与环境中盐类接触的盐杆菌，其细胞质中的蛋白质需要有高浓度的氯化钠才能发挥作用。

五、蓝　藻

蓝藻又称蓝细菌或蓝绿藻，在分类上它们隶属于原核生物界下的一个门，即蓝藻门。蓝藻是一大类无鞭毛、含叶绿素 a、能进行产氧光合作用的、古老的原核微生物。藻体形态有单细胞，非丝状群体(片状、球形、椭圆形或不规则形等)、丝状体(分支或不分支)等多种类型。蓝藻均不具鞭毛，但有些丝状体类型可以滑行或摆动，如颤藻属等。

(一)细胞结构

1. 细胞壁　如图 14-32，蓝藻细胞具有与革兰氏阴性细菌类相同的细胞壁。绝大多数蓝藻的胞壁外还具有或厚或薄的胶质鞘，故蓝藻也曾称为黏藻。

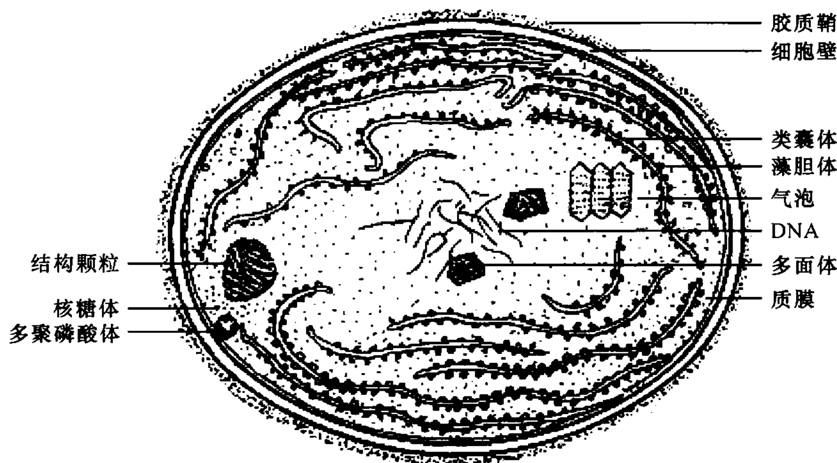


图 14-32　蓝藻细胞亚显微结构示意图

2. 原生质体 蓝藻有与细菌类似的"核区",细胞质有一些特殊的结构——类囊体和颗粒。

(1)类囊体 在电镜下可见周质中有许多扁平的膜状光合片层系统,即类囊体。光合色素均存在于类囊体的表面。蓝藻的光合色素有三类:叶绿素 a,类胡萝卜素和藻胆素。藻胆素为一类水溶性的光合辅助色素(具体见第四章第七节"光合作用"),这些色素及蛋白质等物质构成了光系统Ⅰ和光系统Ⅱ,其光合作用过程与高等植物相同。蓝藻细胞大多呈蓝绿色,故又称蓝绿藻。

(2)颗粒状结构 蓝藻细胞中还有核糖体,沉降系数为 70S。有些蓝藻细胞的周质中有气泡,具有调节蓝藻浮沉的作用。蓝藻细胞中贮藏的光合产物主要为蓝藻淀粉、蓝藻颗粒体(即多聚天冬氨酸)和脂质颗粒等。

(二)异形胞

1. 异形胞的亚显微结构特点 有的丝状蓝藻如鱼腥藻属和念珠藻属等的细胞列中具有一种特殊的细胞,即异形胞(图 14-35),它是由普通营养细胞在一定条件下分化形成的。它和营养细胞的主要区别是:壁厚,细胞质中的颗粒物质溶解呈均匀状态;原来的类囊体膜解体,又重新形成膜;颜色呈淡黄绿色或呈透明状。藻胆素含量很低,而且没有产氧的光合系统Ⅱ。异形胞仍然是一个生活细胞,它的大小和在藻丝中的位置因种的不同而有差异。异形胞通过胞间连丝与邻接营养细胞之间进行物质交流。

2. 异形胞的作用 异形胞主要有 2 个功能:一是异形胞将藻丝细胞分隔成藻殖段进行繁殖;二是细胞内含固氮酶并有氧障结构,能在富氧的环境中直接吸收大气中的 N_2 并还原成 NH_4^+。没有异形胞的丝状蓝细菌,其营养细胞只有在厌氧条件下固氮。

(三)繁殖方式

蓝藻的繁殖方式主要为营养繁殖,包括细胞直接分裂(即裂殖生殖)、断裂和形成段殖体(或藻殖段)进行繁殖。此外,少数种类可形成外生孢子、内生孢子进行无性生殖。许多丝状体种类能形成厚壁孢子,这种孢子可长期休眠以度过不良环境,条件适宜时可萌发产生新个体(图 14-33)。没有发现蓝藻有性生殖现象。

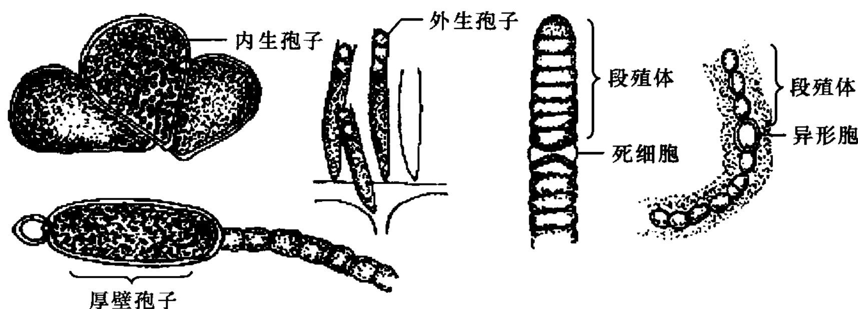


图 14-33 蓝藻的繁殖方式

(四)生境和分布

蓝藻分布很广,淡水、海水中,潮湿地面、树皮、岩面和墙壁上,以及高温和低温、盐湖、荒漠、冰原等恶劣环境都有生长,尤以富营养化的水体中数量最多。此外,还有一些蓝藻与其他生物共生,如有的和真菌类共生形成地衣,有的与蕨类植物满江红共生,还有的与裸子植物中的苏铁共生。它们的祖先出现于距今约 35 亿～33 亿年前,是已知地球上出现最早最原始的光合自养和放氧生物。

(五)蓝藻的经济价值和代表种类

1. 食用 著名食用蓝藻有普通念珠藻(俗称地木耳)、发状念珠藻(俗称发菜)、海雹菜、苔垢菜、钝顶螺旋藻等。尤以发菜和钝顶螺旋藻最著名。

2. 固氮蓝藻 已知可固定大气中氮(N_2)的蓝藻有 150 余种,其中大多数为具有异形胞的种类,如满江红鱼腥藻、固氮鱼腥藻、林氏念珠藻、环圈项圈藻、溪生单歧藻、沼泽念珠藻等。

3. 蓝藻的放氢 在缺氧的条件下,固氮酶可以催化放出氢气。氢气是人为理想的燃料。

4. 蓝藻与"水华" 许多蓝藻喜生于有机质丰富的水体中,特别是一些漂浮性蓝藻,在夏秋季节常迅速过量繁殖,在水表形成一层有腥味的浮沫,即"水华"或称"水花"。

5. 蓝藻是岩石分解和土壤形成的“先驱植物”

六、原绿藻

原绿藻门的生物首先是由美国藻类学者 Lewin 于加利福尼亚海湾，在海鞘类动物的泄殖腔中发现的。以后在夏威夷群岛等热带海区也相继发现了此藻，1980 年 3 月我国藻类学家曾呈奎在西沙群岛也发现了生于苔藓虫上的原绿藻。后在我国海南岛也有发现。

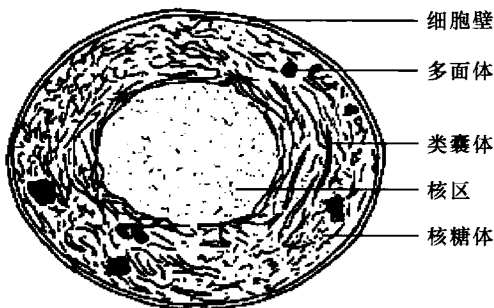


图 14-34　原绿藻的超微结构

经研究，原绿藻的主要特征有：单细胞，直径 6～25μm（中国发现的原绿藻 8～12μm），翠绿色，含叶绿素 a、b，不含藻胆素；电镜下观察，细胞中央为一较大的核区，无核膜、核仁，无叶绿体和线粒体等细胞器，类囊体表面无颗粒，有的类囊体单一，也有的类囊体有局部垛叠，具核糖体、多面体（图 14-34）。经分析，还含有胡萝卜素和叶黄素，细胞壁含有原核细胞特有的胞壁酸。经测定该藻不仅具光系统Ⅰ的功能，而且具光系统Ⅱ的功能，与高等植物的光合作用过程相同。

原绿藻的发现对研究藻类的系统发育有重要意义。特别是它和含叶绿素 a、b 的绿藻、轮藻在亲缘关系上较密切。

第三节　真核微生物

真核微生物是一大类具有真正细胞核的微生物，包括真菌、单细胞藻类和原生动物。其中单细胞藻类和原生动物已分别在植物学和动物学部分给予讨论。

按照四界、五界或六界分类系统，真菌单列为一界，下分真菌门和黏菌门。

一、真菌门的主要特征及分类概况

（一）真菌细胞的结构

1. 细胞壁　真菌均具细胞壁。高等真菌细胞壁的主要成分为几丁质，低等真菌具纤维素或β-葡聚糖。不同的真菌其胞壁成分亦有差异。

2. 原生质体　真菌细胞结构如图 14-35。真菌细胞均具真核；除一定不含有叶绿体以外，都含有一般动、植物细胞所具有的各种细胞器，并且通常还含有泡囊、膜边体和伏鲁宁体等特殊细胞器。

生长菌丝顶端常有大量的泡囊，其中的大泡囊内来自于高尔基体的出芽产生，内含蛋白质、多糖、磷酸酶等细胞壁成分或合成酶，还可以吸收染料和杀菌剂，以及释放胞外酶。膜边体是一种位于质膜与胞壁之间的特殊的膜细胞器，其生理功能目前尚不能确定。伏鲁宁体是一种电子密度高的、由一单层膜包裹基质构成的球状细胞器，它与隔膜孔相关联，具有塞子的功能；当菌丝受伤后，它可以堵塞隔膜孔而防止原生质流失，平时可以调节两个相邻细胞间细胞质的流动。有的真菌具有鞭毛。

（二）真菌的营养体及其生长特点

真菌的营养体，酵母菌是不分支的单细胞，霉菌是丝状分支的，而蕈菌却是有组织结构的大型子实体。多细胞真菌营养体的生长只能靠每根菌丝的顶端生长，这是多细胞生物中所特有的。菌丝的顶端生长就是菌丝顶端的生长伸长或分裂伸长，所需能量、酶、营养等来自于菌丝下方的供给，至于机理目前尚不知晓。从顶端往下菌丝逐渐老化，最老的部分原生质流向顶端而自身通过自溶而裂解。

1. 菌丝的结构　除少数原始种类为单细胞类型外，绝大多数真菌的营养体是由纤细的菌丝组成的菌丝体。低等真菌的菌丝一般无隔（图 14-36A），内含多个细胞核，仅在受伤或产生生殖结构时才产生全封闭式的隔膜。高等真菌的菌丝均有隔膜，形成多细胞的菌丝（图 14-36B，C），每个细胞含 1 个核，也有 2 个或多个核的。在隔膜上又有各种类型的小孔（图 14-37B－E），原生质乃至核可以通过小孔流通。因此严格地

讲，有隔菌丝的每个间隔并不是一个细胞，而是彼此相连的腔室。正因为这样，高等真菌的菌丝中只强调有“隔”，不强调菌丝是多细胞的。可见，有隔菌丝与无隔菌丝并无功能上的区别。

2. 组织体的结构和类型　有不少真菌在其生活史的某个阶段，它们的菌丝体可以交织形成疏松的或致密的组织，这些组织可形成各种不同的营养结构或繁殖结构，即菌丝体的组织体（图 14-38），最常见的组织体有子座、菌核和根状菌索。子座和菌核在形成初期均为营养结构，到了后期都能产生繁殖组织。子座呈垫状；菌核的形状大小差别很大，颗粒状，均很坚硬，可耐高、低温及干燥，条件适宜时可萌发产生子实体。根状菌索细长如根，其尖端可不断生长延伸，到一定阶段可产生子实体。子实体是高等真菌的一种繁殖器官，如蘑菇的菌盖及菌柄。

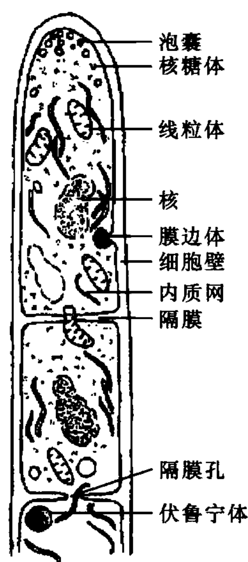


图 14-35　真菌细胞结构

（三）真菌的营养方式

真菌的营养方式为异养型，腐生或寄生。一些种类为专性腐生或专性寄生，也有的为兼性腐生或兼性寄生。还有的真菌为共生，如有的和藻类共生，有的和高等植物的根共生，形成菌根等。腐生菌的菌丝可分泌几十种水解酶，可将大分子的有机物如纤维素、蛋白质、淀粉、脂肪等分解成小分子简单有机物并吸收。寄生真菌，其菌丝可变成各种吸器（图 14-39），直接吸取寄主细胞的养料。至今为止，人们还没有发现自养型和专性厌氧型的真菌。

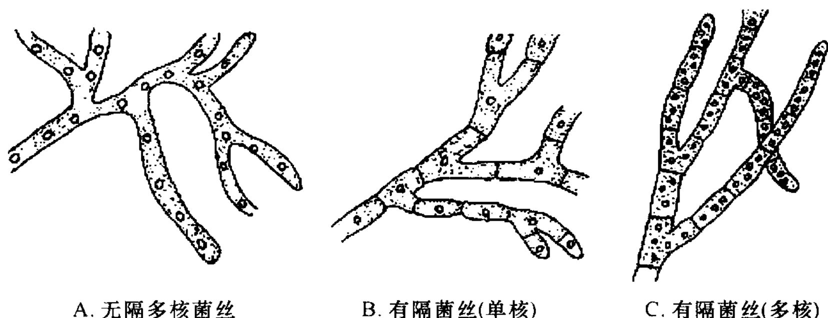


图 14-36　真菌营养菌丝的类型

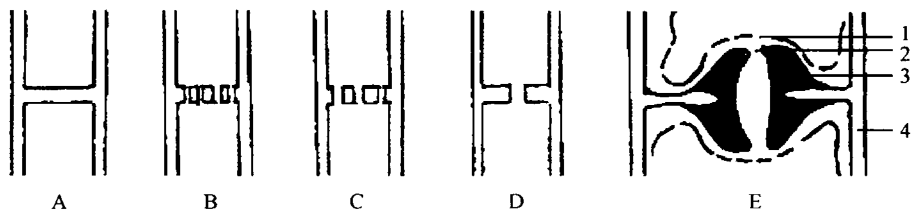


图 14-37　真菌菌丝的隔膜类型

A. 全封闭的隔膜（见于低等真菌）　B，C. 多孔型隔膜（白地霉、镰刀菌等）

D. 单孔型隔膜（典型的子囊菌类）　E. 桶孔式隔膜（担子菌类）

1. 隔膜孔帽　2. 隔膜孔　3. 隔膜的桶状增厚部分　4. 细胞壁

（四）真菌的繁殖

真菌的繁殖方式有营养繁殖、无性生殖和有性生殖三大类型。无性生殖是真菌在适宜的环境条件下最普遍的生殖方式，一个菌体可反复多次进行。有性生殖通常只有特定的条件下进行，如营养缺乏时可产生有性孢子，通过休眠以度过不良环境。

1. 营养繁殖　少数单细胞菌类以细胞分裂的方式进行繁殖，如裂殖酵母属；许多真菌以菌丝断裂的方式进行繁殖；还有的真菌可进行出芽生殖，如酿酒酵母。

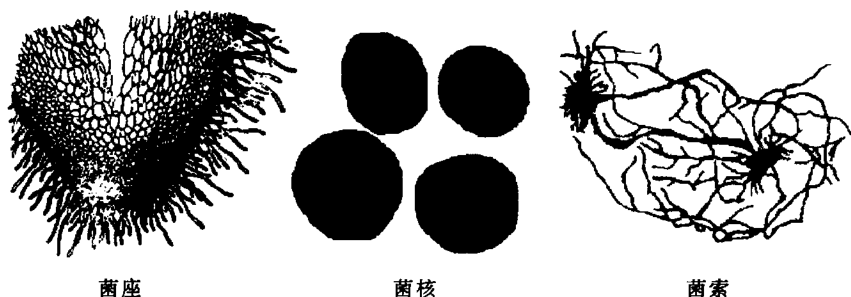


图 14-38　真菌菌丝的组织体类型

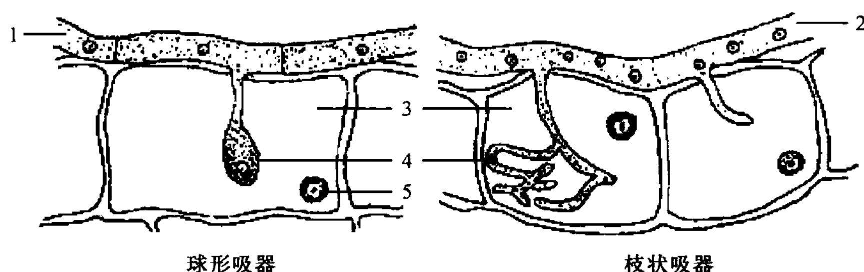


图 14-39　寄生真菌的吸器

1,2. 寄生菌菌丝　3. 寄主细胞　4. 吸器　5. 寄主细胞的细胞核

2. 无性生殖　真菌可产生大量的无性孢子，进行孢子生殖。如游动孢子、孢囊孢子、分生孢子、节孢子、厚垣孢子等(图 14-40)。生物体进入生殖生长阶段，产生不经两性结合就能单独直接发育成新个体的无性繁殖细胞称为孢子。孢子的特点是分散、量大(一个季节可多次产生)、又具有一定的抗逆性。发酵工业生产多用无性孢子来进行繁殖和扩大培养。

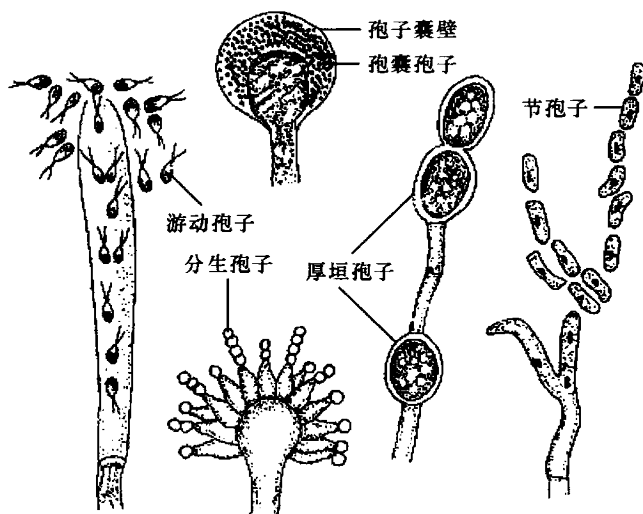


图 14-40　真菌常见的几种无性孢子

3. 有性生殖　多数真菌是雌雄同体，少数雌雄异体。真菌的有性生殖是通过两性细胞或体细胞结合产生有性孢子，或再经减数分裂产生有性孢子，通过孢子发育成新个体的过程。真菌的有性生殖多种多样，主要有以下几种类型：

(1)配子结合产生合子　有同配、异配和卵配三种类型(图 14-41)。

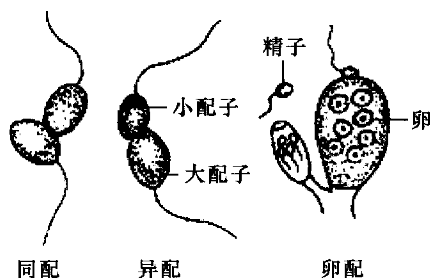


图 14-41　游动配子配合方式

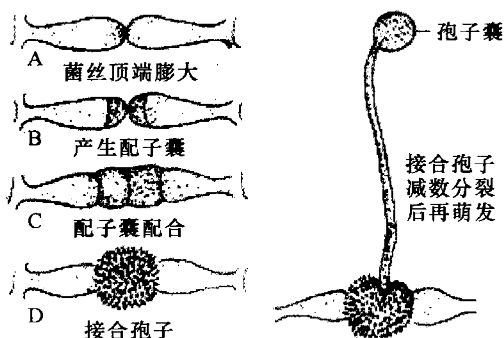


图 14-42　接合菌的接合孢子形式(A—D)
及其萌发过程图解

(2)配子囊接合产生接合孢子　(+)、(-)配子囊的端壁接触融解，两者的内容物全部融合为一，形成接合孢子(2*n*)(图 14-42)。见于接合菌亚门。

(3)配子囊中的配子配合产生子囊孢子或卵孢子　其过程大致是：(+)和(-)的两个单倍体配子囊配合，经过质配和核配后形成二倍体的子囊(2*n*)，再通过减数分裂甚至有丝分裂一次产生 4 或 8 个核，最终在一个子囊中形成 4 个或 8 个单倍体(*n*)的子囊孢子(图 14-43)，见于子囊菌亚门；或产生二倍体(2*n*)的卵孢子(图 14-44)，萌发产生的菌丝体是二倍的，直到产生精囊或卵囊前才进行减数分裂，见于鞭毛菌亚门，如图 14-44 所示。许多聚集在一起的子囊被周围菌丝包裹形成子囊果。

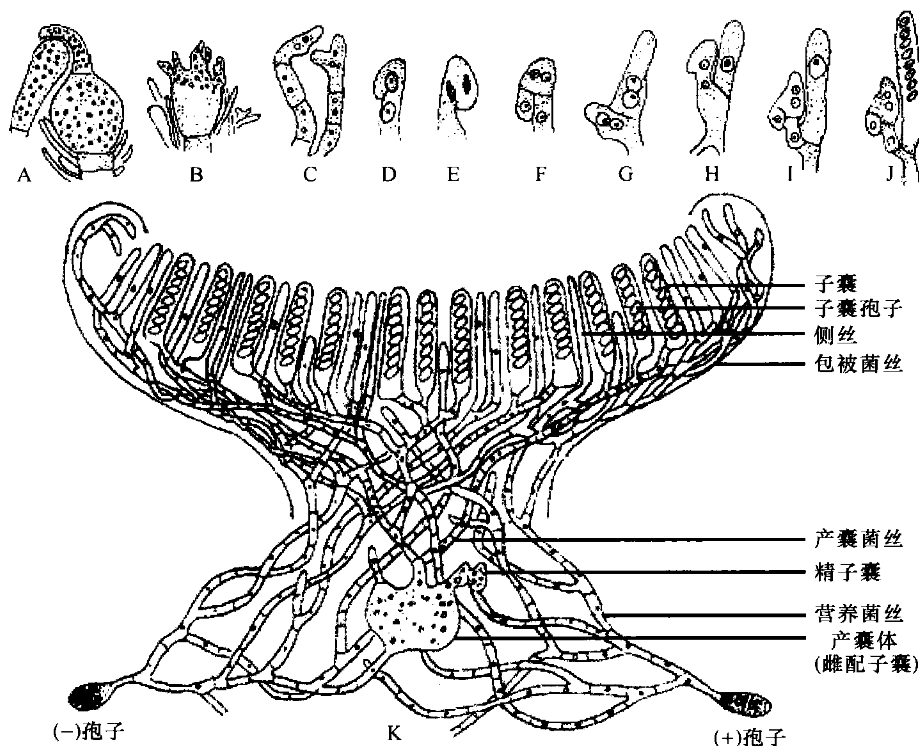


图 14-43　子囊菌的有性生殖和子囊、子囊孢子、子囊盘的形成图解
A. 精子囊和产囊体　B. 产囊体在质配后产生出产囊丝　C. 产囊丝放大　D—J. 钩状体的形成和子囊、子囊孢子的产生过程　K. 子囊盘的形成过程　I—J. 核先后进行一次减数分裂和一次有丝分裂

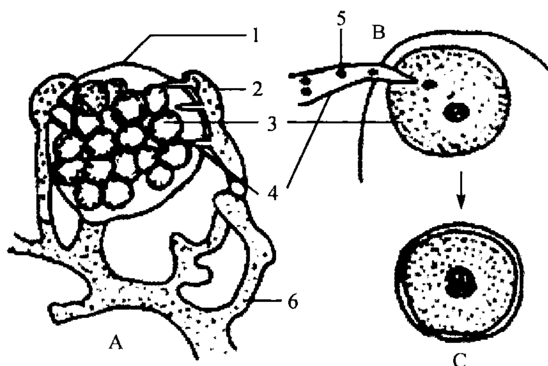


图 14-44　鞭毛菌产生卵孢子的过程图解

A. 配子囊接触交配　B. 一个授精管将雄核注人卵细胞放大　C. 卵孢子($2n$)

1. 卵囊($1n$)　2. 精囊($1n$)　3. 卵细胞($1n$)　4. 授精管　5. 精核($1n$)　6. 菌丝体($2n$)

(4)体配产生担孢子　体配亦称体细胞配合。很多高等真菌不产生性细胞,体细胞替代了性细胞的功能,在 2 个营养细胞间,或 1 个孢子与营养细胞间进行配合产生双核菌丝(图 14-45),如担子菌亚门。在子囊菌亚门中也有体配的配合类型,如酿酒酵母。

在担子菌中,体配后的双核菌丝经过一定阶段,其端部的一个细胞双核融合产生 $2n$ 细胞,而后经过减数分裂形成 4 个担孢子(n)(图 14-46)。这些有性孢子必须通过一定时间的休眠才能萌发。

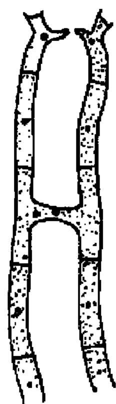


图 14-45　体配过程

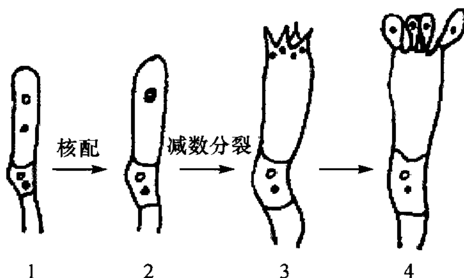


图 14-46　担子的形成过程

1. 双核细胞(担子母细胞)　2. 核配　3. 减数分裂和产生 4 个小梗

4. 小梗顶端膨长,各进人一个核,小梗基部产生横隔,形成担孢子

真菌有性生殖产生的孢子为有性孢子,主要有以上的 4 种类型:卵孢子($2n$)、接合孢子($2n$)、子囊孢子($1n$)和担孢子($1n$)。前两种是单倍体结合直接产生的,后两种由减数分裂直接产生。

真菌的有性生殖过程中核相变化有两种情况:一是质配与核配相继进行,即 2 个相融合的配子首先是细胞质融合,随后发生核配合,以后再进行减数分裂。其核相变化为单倍体(n)→ 二倍体($2n$)→ 单倍体(n);另一种情况是质配后,相距较长或很长时间才进行核配,也就是说保持一个相当长的双核期,以后再发生核配和减数分裂,其核相变化过程为单倍体→ 双核期($n+n$)→ 核配($2n$)→ 单倍体(n)。具有 $n+n$ 阶段的均为高等真菌,即子囊菌和担子菌,尤以担子菌的 $n+n$ 时期最长,并且双核阶段的营养体是高等真菌所特有的现象。

(五)真菌的分布

真菌的分布极广,土壤中、水中和空气中无处不有,还有很多种类寄生于动物、植物和人体中。另有一些种类与藻类及维管植物共生。

(六)真菌门的分类概况

真菌的种类很多,有人统计为 10000 属,120000 种。但目前对其实际的种类数仍不清楚。

真菌的分类有多个系统,中国沿用最久的是 Martinf(1950)的分类系统,该系统将真菌分为藻菌纲、子囊菌纲、担子菌纲和半知菌纲 4 纲。近年来多采用 Ainsworth(1971,1973)的分类系统,该系统将真菌门分为鞭毛菌亚门、接合菌亚门、子囊菌亚门、担子菌亚门和半知菌亚门 5 个亚门(表 14-6)。其分类依据主要是有性生殖产生的有性孢子类型。

真菌门的 5 个亚门中鞭毛菌亚门和接合菌亚门为低等真菌,菌丝均无隔;子囊菌亚门和担子菌亚门为高等真菌,菌丝均具隔;半知菌亚门的菌丝亦具隔,应为高等真菌,但尚未发现它们的有性阶段。

为研究的方便,通常又可将真菌门区分为三类菌:单细胞的酵母菌、丝状的霉菌和具有大型子实体的蕈菌,它们分属于以上不同的亚门,现分述如表 14-6。

表 14-6　真菌门的五个亚门

真菌的五个亚门			鞭毛菌亚门	接合菌亚门	子囊菌亚门	担子菌亚门	半知菌亚门
主要特征	菌体结构特点		菌丝常无隔多核分支,只在繁殖时在繁殖器官的基部产生横隔,没有 $n+n$ 菌丝阶段	多为无隔多核菌丝, 没有 $n+n$ 菌丝阶段	少数单细胞,大多为分支有隔菌丝,有 $n+n$ 菌丝阶段	大型有隔菌丝体,有初生(单核)、次生(双核)和三生(双核、能产生子实体)菌丝阶段 有 $n+n$ 菌丝阶段	有隔菌丝
	繁殖方式	无性孢子	单、双鞭毛游动孢子	孢囊孢子,也有厚垣孢子和节孢子	分生孢子	不发达,有的种甚至没有无性孢子	分生孢子
		有性孢子	卵孢子($2n$)	接合孢子($2n$)	子囊孢子(n)	担孢子(n)	尚未发现
常见种类			水霉	根霉、毛霉	酵母菌、青霉菌、曲霉菌、赤霉菌	木耳、蘑菇、灵芝、猴头、黑粉菌	皮肤癣菌、假丝酵母、稻瘟病菌

二、酵母菌

(一)酵母菌概述

酵母菌是一群单细胞真菌的统称,没有分类学上的意义。从广义上讲,凡是单细胞世代时间较长的,通常以出芽方式进行无性繁殖的低等真菌,统称为酵母菌。在分类学上,酵母菌共有 500 多种,56 个属,分别归属于子囊菌亚门、担子菌亚门和半知菌亚门。

(二)酵母菌的形态结构

1. 酵母菌的形态和大小　大多为单细胞。形态多样,多为卵圆形、圆形或圆柱状。大小为(5～50)μm×10μm。有的子细胞与母细胞常连在一起成链状。

2. 酵母菌的细胞结构特点

(1)细胞壁　其主要成分是葡聚糖、甘露糖,还含有壳多糖(又称几丁质)、蛋白质、脂质和酶等。细胞壁内的酶,有的起着帮助细胞摄取营养物质的作用,如多种水解酶;有的则与细胞壁的增殖和结构变化有关。

(2)线粒体　有氧条件下的酵母菌具有正常的复杂结构的线粒体,在厌氧条件下生长的酵母菌只能形成无嵴的简单线粒体。

(3)液泡　成熟的酵母菌细胞中有一个大液泡,内含有水酶解、多磷酸、类脂和金属离子等,可能起着提供营养和水解酶贮存库的作用。

(4)贮藏物质　主要包含三类化合物:多糖、脂质和多磷酸,它们可作为碳源和能源的特殊贮备物,在光学显微镜下呈现为颗粒状内含物。

(5)细胞核及染色体外 DNA　每个细胞通常只有一个核,但也有含 2 个甚至多个核的。染色体外

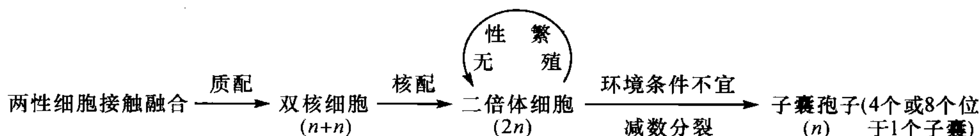
DNA 主要有线粒体 DNA 和 2μm 质粒 DNA。2μm 质粒 DNA 位于核中，每个单倍体核含有 60～100 个，携带的基因目前认为只与酵母菌的重组、复制有关；在基因工程中常作为转基因的载体。

（三）酵母菌的繁殖

有无性和有性繁殖两类。无性繁殖主要有芽殖、裂殖和芽裂殖，有性繁殖产生的有性孢子主要有接合孢子和子囊孢子。有的仅具有无性繁殖，有的可进行两种生殖，前者称为假酵母，后者称为真酵母。

1. 无性繁殖　芽殖是酵母菌无性繁殖的最主要方式。在环境条件适宜、酵母菌生长繁殖迅速时，其芽殖形成子细胞尚未与母细胞分离，便又在子细胞上长出新芽，形成假菌丝，如假丝酵母。有些酵母菌可以通过裂殖、芽裂殖和无性孢子（厚坦孢子、节孢子等）繁殖。

2. 有性繁殖　子囊孢子是酵母菌进行有性生殖所产生的主要类型，其形成过程有两个独特的阶段：质配、核配、子囊孢子的形成（图 14-47）。即：



3. 酵母菌的生活史　从接触融合、质配、核配到形成子囊孢子，从子囊孢子的萌发到单倍体细胞的接触、融合，如此往复，便构成了酵母菌的生活史。现以酿酒酵母为例阐述，见图14-47。

（四）酵母菌的菌落

在固体培养基上可形成菌落，外形上与细菌菌落极为相似，其特征为表面湿润黏稠，与培养基质结合不紧密；但比细菌菌落大而厚，颜色也较单调，多数呈乳白色。酵母菌落的形态、质地和边缘特征均可作为菌种鉴定的依据。

（五）酵母菌与人类的关系

酵母菌细胞中含有丰富的蛋白质和维生素等，可以用于发面和酿造酒、醋及酱油，生产有机酸、甘油、维生素、甘露醇。据估计，如果每日生产 450kg 酵母菌，其所含蛋白质相当于 1 万头母牛产的奶，而酵母菌繁殖比动物快 2000 倍。酵母菌蛋白质中含有人类所必需的氨基酸，有的酵母菌可制备酶制剂、核苷酸，外科手术中用的凝血质是从死酵母中提取的，有的酵母菌还可以用于石油发酵和脱蜡等。

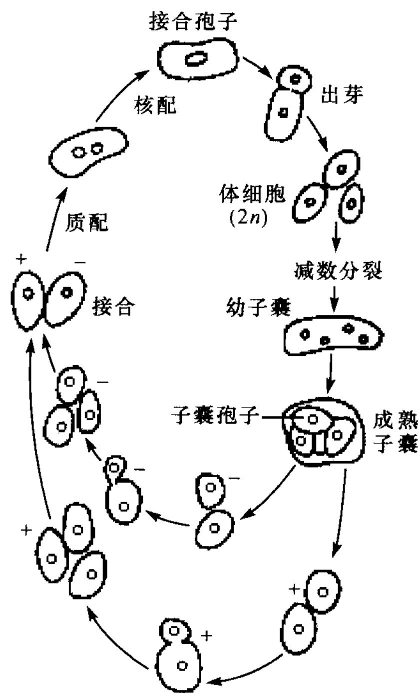


图 14-47　酿酒酵母的生活史

三、霉　菌

（一）霉菌的概述

霉菌不是分类学上的名词，而是一些“丝状真菌”的总称。凡生长在营养基质上形成绒毛状、蜘蛛网状或絮状菌丝体的小型真菌，统称为霉菌。除担子菌亚门外，其余四亚门都有一些真菌属于霉菌。

1. 分布　在自然界，霉菌广泛分布于土壤、水域、空气及动植物体内外。

2. 与人类生活和工农业生产的关系

（1）它们是人类不可缺少的帮手：①用于传统的酿造业，如酿酒、制酱、发酵食品。②用于发酵工业上，生产酒精、柠檬酸、甘油、抗生素（青霉素、头孢霉素、灰黄霉素等）、酶制剂（如蛋白酶、淀粉酶、纤维素酶等）、固醇、维生素等（表 14-7）。③在农业上，用于饲料发酵、生产植物激素（如赤霉素）、杀虫剂（如白僵菌剂）、除草剂等。④腐生霉菌分解复杂有机物（如纤维素、木质素、几丁质和蛋白质等）的能力较强，因此有促进自然界物质循环的作用。

表 14-7 工业用代表霉菌的主要特征

名称（属）	菌丝横隔	无性孢子	有性生殖	主要用途	代表菌
毛 霉	无	孢囊孢子	接合孢子	产蛋白酶、淀粉酶等，制豆腐乳、豆豉，转化甾体化合物等	大毛霉、鲁毛霉
根 霉	无	孢囊孢子	接合孢子	淀粉酶活力强，产多种有机酸，转化甾体化合物等	黑根霉、米根霉
曲 霉	有	分生孢子，串生	子囊孢子（闭囊壳）	产多种酶制剂如淀粉酶、蛋白酶、果胶酶及多种有机酸等，产对人体有害毒素，如黄曲霉毒素等	黑曲霉、米曲霉、黄曲霉
青 霉	有	分生孢子，串生	子囊孢子（闭囊壳）	是产青霉素的重要菌种来源，产纤维素酶和有机酸等	产黄青霉、点青霉
赤霉菌	有	分生孢子：镰刀状、分隔；卵形、不分隔	子囊孢子（子囊壳）	植物致病菌，可用于生产称赤霉素的促植物生物激素	藤仓赤霉、禾谷镰孢
白僵菌	有	分生孢子	未发现	产毒素和抗生素，是重要的昆虫病原真菌，用于生物防治	球孢白僵菌
脉胞菌	有	大、小型分生孢子	子囊孢子（子囊壳）	遗传和生化研究的好材料，含丰富蛋白质和维生素，可制饲料及用于工业发酵	粗糙脉孢菌、好食脉胞菌
木 霉	有	分生孢子黏聚成分生孢子球	子囊孢子（子囊壳）	栽培大型真菌的劲敌，纤维素酶的重要产生菌。产柠檬酸、核黄素等	绿色木霉、康氏木霉

（2）它们对人类带来极大的危害：①引起农副产品、衣物等多种物品发霉变质；②有些种类可引起动、植物体的病害，少数种类可能产生毒素、如黄曲霉产生的黄曲霉素具有致癌作用。

（二）霉菌的形态和细胞结构特点

1. 霉菌的形态　其营养体由分支或不分支的菌丝构成，许多菌丝相互交织形成菌丝体。幼年菌丝一般无色透明，老龄菌丝常呈各种色泽。霉菌的菌丝已有分化，有营养菌丝、气生菌丝和孢子丝（繁殖菌丝）之分。

2. 霉菌的菌丝结构　有两种类型：

（1）无隔菌丝　整个菌丝为长管状或分支的单细胞，含多个核。其生长只表现在细胞核的增多和菌丝的伸长。如毛霉属和根霉属等的菌丝（图 14-48）。

（2）有隔菌丝　菌丝内有隔膜，使整个菌丝由多细胞组成（图 14-48），每个细胞含有 1 个或多个核。其隔膜往往有孔，可让一切细胞器和细胞核通过。靠菌丝顶端细胞分裂来使菌丝伸长，如青霉属、曲霉属等大多数霉菌菌丝均属于此类。

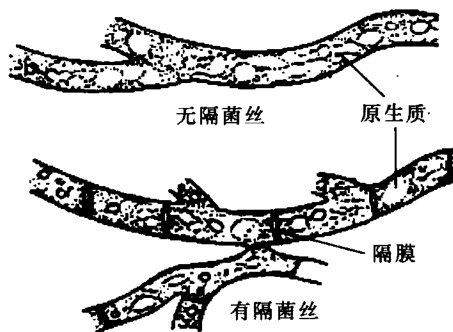


图 14-48　霉菌的营养菌丝

3. 菌丝的细胞结构特点　其结构与高等动、植物细胞基本相似，但在具体结构上存在较大的差异：

（1）细胞壁　主要由多糖组成，少数水生低等霉菌为纤维素，大多数由壳多糖组成。此外还发现细胞壁中有蛋白质和脂类等其他复杂的化合物。实验证明，真菌细胞壁的多糖成分在分类中可作为重要依据之一。

（2）细胞核　真菌的核膜在有丝分裂时通常不消失，而是缩成哑铃状，最后分裂成两个子核的膜。其核膜和核仁能永远存在的现象，是与其他真核生物不同的。

（3）厌氧真菌细胞的特殊结构　无线粒体，但有氢化酶体，此小体是一无定形的球体，单层膜包被，内含有丙酮酸、铁氧还蛋白、氧化还原酶和氢化酶等。它具有类似于线粒体的功能（图 14-49）。

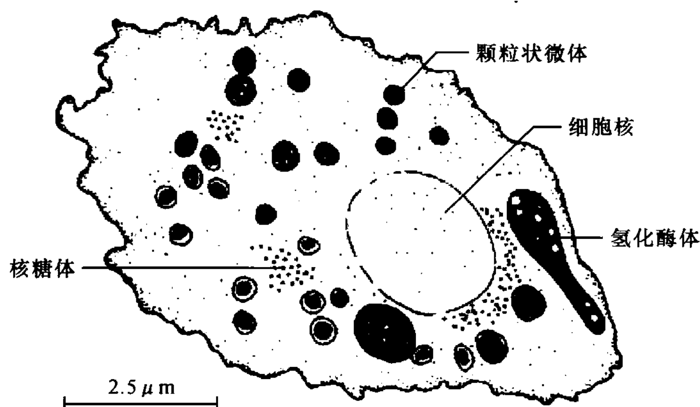


图 14-49　厌氧真菌的游动孢子切片，示氢化酶体

(4)液泡和膜边体　幼龄霉菌细胞通常细胞质均匀，老龄细胞则出现大液泡，其内含多种贮藏物质，如多糖、脂肪和异染颗粒等。此外还有膜边体。

(三)霉菌的繁殖

有断裂生殖、无性生殖和有性生殖等三类方式。无性孢子主要有分生孢子、节孢子、厚垣孢子、孢囊孢子等。有性生殖主要通过卵孢子、接合孢子和子囊孢子等有性孢子进行。

在霉菌中，有性繁殖不及无性繁殖普遍，多发生在特定条件下，往往在自然条件下发生较多，在一般培养上不常出现。

(四)霉菌的菌落

因霉菌的菌丝较粗且长，所以在固体培养基上形成的菌落较疏松，常呈绒毛状、絮状或蜘蛛网状，一般比细菌和放线菌的菌落大几倍到几十倍。菌落的特征与菌种及培养条件有关，但同一菌种在相同条件下培养，其菌落特征是稳定的，所以菌落特征也可作为分类的依据之一。

有些霉菌，如根霉、毛霉等可在固体培养基上迅速扩散性生长，以致菌落没有固定的大小。

四、蕈　菌

(一)蕈菌的概述

蕈菌是大型真菌，菌体大小为(3～18)cm×(4～200)cm，个别的更大。在分类学上大多数属于担子菌亚门，如蘑菇、木耳、灵芝等，其中多数可食用；少数属于子囊菌亚门。

(二)菌体的形态结构

大型真菌体的形态多种多样，大小差别很大，但菌体都由菌丝体和子实体两大部分组成，为多细胞生物。

1. 菌丝体　是菌丝交织而成的网状体，与多细胞霉菌体基本相似。

(1)主要功能　a. 分解吸收基质中的营养成分，并能运输营养物质；b. 生长到一定阶段可以分化出子实体。

(2)形态结构　营养体均为有隔菌丝组成的菌丝体，并有初生菌丝体、次生菌丝体和三生菌丝体之分。初生菌丝体是由担孢子萌发产生的单核单倍体菌丝体，生活时间短。次生菌丝体是经质配后形成的双核($n+n$)菌丝体，生活期长，为蕈菌的主要营养体。它可以多年生，有的可达数百年。三生菌丝体是由次生菌体特化形成的，其细胞内仍具双核，由这类菌丝形成各类子实体。

(3)细胞增殖　质配后的双核细胞发育成繁茂的次生菌丝体的方式可有所不同，但以锁状联合的分裂方式较多。锁状联合过程如图 14-50 所示。

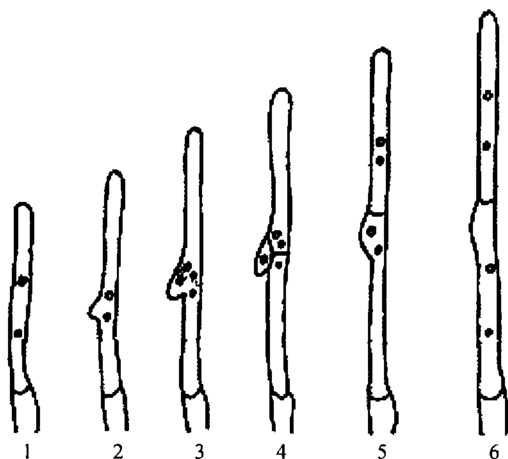


图 14-50　担子菌的锁状联合

1. 双核细胞　2. 双核细胞的一侧胞壁产生 1 个喙突　3. 1 核移入喙突中，双核同时分裂产生 4 个子核　4. 产生 2 个隔膜形成 3 个细胞（2 个单核和 1 个双核细胞）　5，6. 2 个单核细胞壁融解，又形成 1 个双核细胞

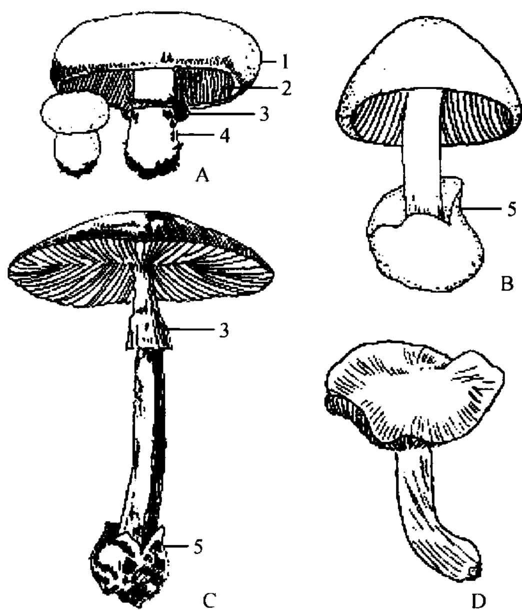


图 14-51　伞菌目担子果形态

A. 蘑菇属　B. 草菇属　C. 毒伞属　D. 口蘑属
1. 菌盖　2. 菌褶　3. 菌环　4. 菌柄　5. 菌托

2. 子实体

(1)子实体的产生和作用　一般说均是由双核的次生菌丝体特化的三生菌丝体组成的，初生菌丝体均不能产生子实体。子实体是蕈菌产生有性孢子（担孢子）的高度组织化的结构，是大型真菌的繁殖器官，所以又可称为繁殖体。

(2)子实体的形态和结构　蕈菌子实体的形态多种多样，如伞状、头状、球形、梨形、星状、笔状、半圆形、耳状等；大小差异也很大，大者直径可达 0.5m，小的仅几毫米；质地上也是多种多样的。典型伞菌的子实体由菌盖和菌柄两部分组成（图 14-51）。菌盖是由表皮、菌肉和下面呈放射状排列的薄片即菌褶组成（少数种类为菌管）。有些种类在菌柄上有膜质的环状结构，称菌环，如蘑菇属。

（三）蕈菌的繁殖

蕈菌的繁殖主要通过断裂菌丝进行营养繁殖和通过子囊孢子或担孢子进行有性生殖。属于子囊菌亚门的蕈菌还可以通过分生孢子进行无性繁殖。

（四）蕈菌的生活史

以伞菌为例：担孢子萌发产生的单核单倍体初生菌丝体生活时间短，很快通过体配的方式在（＋）、（－）菌丝间进行质配，并通过锁状联合，发展出大量的双核的次生菌丝体。次生菌丝体再经过进一步特化，形成三生菌丝体，最后由三生菌丝体钮结和分化形成新一代的伞状子实体，即担子果。伞菌的生活史如图 14-52 所示。

（五）蕈菌与人类的关系

已知的食用和药用真菌大约有 2000 多种，我国有 360 余种，如二孢蘑菇、香菇、草菇、金针菇、平菇、滑菇、金顶蘑、松茸、美味牛肝菌、羊肚菌、竹荪及猴头、黑木耳、银耳、灵芝。能作为人工栽培的食用菌只有 13 种左右。食用菌不但味道鲜美，而且有很高的营养价值和药用价值，是食品工业和制药工业的重要菌资源。但必须指出，有的真菌不能食用，如花褶伞（又名狗尿苔）、毒伞等是有毒的。

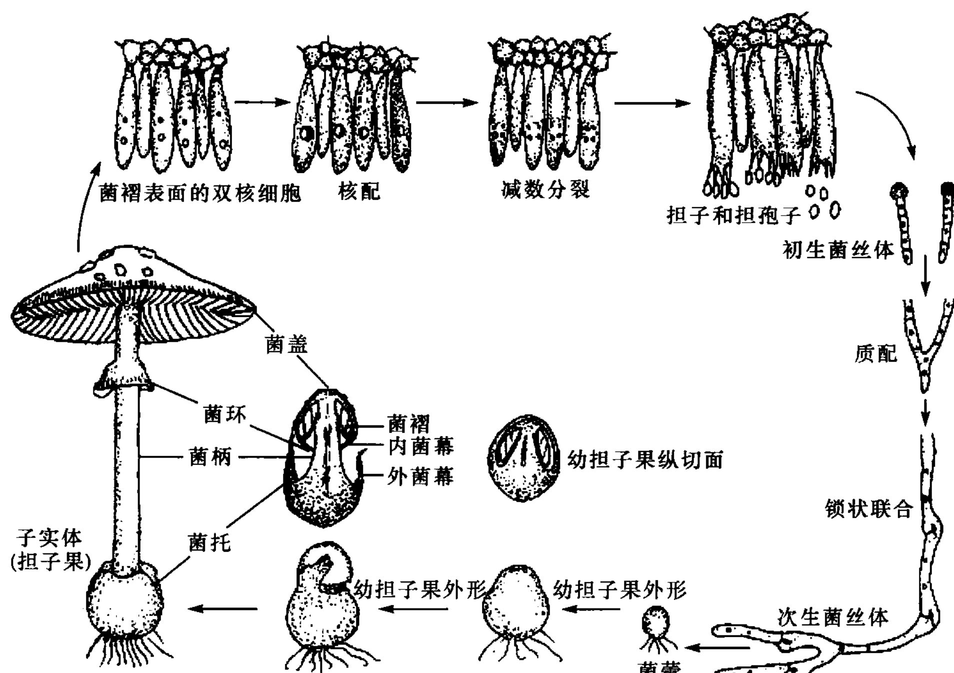


图 14-52　伞菌类生活史的基本过程

五、黏菌门

黏菌亦称菌虫，不同于黏细菌，是一类营养方式及其生活史近似于原生动物，而形成子实体的特征又通常近似于真菌的真核原生生物。大多数的黏菌在其纤弱的小孢子囊内形成具有色素的纤维素壁的孢子。孢子囊大都高达几毫米，其表面散布有钙盐晶体。黏菌的生活史中有一个阶段能形成原质团，原质团是一多核、能自由生活、外包有无定形的胶质鞘、无细胞壁、内不含叶绿素的一团变形虫状的原生质团。它们借助于伪足伸缩来行动。营养方式为咽吞式或吸收式，为腐生型。在不适宜于生长或代谢的环境条件下，变形虫状细胞则转变成小孢囊，原质团断裂成许多不相连接的孢囊或转变成菌核。菌核是一种休眠体，当环境条件适合时，能再转变成原质团。它们常在阴湿的土壤、潮湿的朽木、腐烂的植物和堆肥上面生长。

第十五章　微生物的营养和代谢

细胞从外界环境中摄取化学物质，使其在生长过程中获取生命活动的能量及其结构物质的生理过程称为营养或营养作用。外界环境中可为细胞提供结构组分、能量、代谢调节物质和良好生理环境的化学物质称为营养物质或养料。

第一节　微生物的营养物质及其功能

微生物的营养有6大要素物质，它们是：碳源、氮源、能源、生长因子、无机盐和水。

一、碳　源

能提供微生物营养所需碳素或碳架的营养物质称为碳源。能被微生物用作碳源的物质种类极其广泛，从简单的无机含碳化合物（CO_2、$NaHCO_3$ 和 $CaCO_3$ 等）、复杂的有机物乃至复杂的天然含碳物质（牛肉膏、花生饼、石油等）都可以被不同的微生物利用，甚至像氰化物、二甲苯、酚等剧毒物质，以及高度不活泼的塑料等有机物都可以被少数微生物作为碳源，如热带假丝酵母还可以以塑料为碳源。

不同微生物可以利用不同的碳源，利用碳源物质的范围也很不相同，例如洋葱假单胞菌可利用90种以上的碳源，但利用的能力会有差异，当容易被利用的碳源存在时，利用其他碳源的基因就处于被抑制的状态；但甲烷氧化菌只局限于利用甲烷和甲醇两种；自养微生物可以利用二氧化碳或碳酸盐作为唯一的碳源。

对于大多数的化能异养微生来说，碳源兼有能源功能的双重作用。

二、能　源

能源是提供微生物活动所需能量的物质，分为有机物、无机物和光能。绝大多数微生物的能源物质是化学物质（有机物和无机物），只有光合细菌和蓝藻利用光能作为能源。作为能源物质的有机物，最常见的是葡萄糖等糖类，同时又兼有碳源的作用；作为能源的无机物，主要有 NH_3、S、H_2 和 Fe^{2+} 等还原态的无机化合物。

三、氮　源

氮源是提供微生物营养所需氮素的营养物质。能被微生物作为氮源的物质种类也很广泛，有氮气、氨态氮、硝态氮等无机含氮化合物；尿素、蛋白质和氨基酸、嘌呤和嘧啶等有机氮化合物。

氨态氮和硝态氮是微生物最常用的氮源，尤其是氨态氮，几乎是所有微生物都可以吸收利用的氮源。如 $(NH_4)_2SO_4$、KNO_3 等铵盐作为氮源，但它们也能利用有机氮化合物作为氮源，只有少数固氮微生物能利用氮气（N_2）作为氮源。

培养微生物的有机氮源，在实验室中通常用牛肉膏、蛋白胨、酵母膏等，生产上常用黄豆饼粉、花生饼粉和玉米浆等。

氮源一般不作为能源使用。但对于亚硝酸细菌和硝酸细菌来说，NH_3 兼有氮源和能源的作用。对于异养微生物来说，含有C、H、O、N的有机物是具有碳源、能源和氮源三重功能的营养物质。

四、无机盐

微生物的生长除了C、H、O以外，还需要多种元素，这些元素大多是以无机盐的形式提供的，其中Mg、K、Na、Fe、Co、Zn、Mo、Cu、Mn、Ni等金属元素来源于无机盐的阳离子，而P、S等非金属元素绝大多数来自

于无机盐的酸根。

五、生长因子

许多微生物除了需要以上四类营养物质以外，还必须在培养基中补充微量的有机营养物质才能正常生长，这些微生物生长所不可缺少而自身又不能合成或合成量不足的微量有机物就叫生长因子。生长因子有各种维生素、氨基酸、嘌呤和嘧啶、卟啉及其衍生物、固醇、胺类、$C_2 \sim C_6$ 的脂肪酸等。

不同微生物的生长因子可能会有所不同，因此微生物可分为生长因子自养微生物、生长因子异养微生物与生长因子过量合成微生物。多数真菌、放线菌、不少自养型细菌，以及某些异养型细菌如大肠杆菌属于生长因子自养型；乳酸菌和各种动物致病菌的生长需要外界提供多种维生素、氨基酸和嘌呤嘧啶等；阿舒假囊酵母可作为维生素 B_2 的生产菌。

生长因子的主要功能是参与微生物细胞某些重要化学物质（蛋白质、核酸和脂质）、辅酶和辅基的合成与代谢。

第二节　微生物的代谢及其调节

微生物代谢与动植物细胞的代谢有很多的共同之处，譬如说呼吸作用、光合作用、DNA 的复制与转录及翻译、三大有机物的合成和转化的许多化学过程都是一样或是十分类似的。但微生物的代谢也有其显著特点：①代谢旺盛；②代谢极为多样化；③代谢的严格调节和灵活性；④有的原核微生物还能固氮。

一、微生物的代谢类型

根据各类微生物的碳源不同，可将微生物的代谢类型划分为自养型和异养型；又根据各类微生物的能源不同，将自养型和异养型又分别划分为光能自养型和化能自养型、光能异养型和化能异养型等四大营养类型（表 15-1）。

表 15-1　微生物的营养类型

营养类型	能源	氢供体	基本碳原	实例
光能自养型（光能无机营养型）	光	无机物	CO_2	蓝细菌、紫硫细菌、绿硫细菌、藻类
光能异养型（光能有机营养型）	光	有机物	CO_2 及简单有机物	红螺菌科的细菌（即紫色非硫细菌）
化能自养型（化能无机营养型）	无机物 *	无机物	CO_2	硝化细菌、硫化细菌、铁细菌、氢细菌、硫黄细菌等
化能异养型（化能有机营养型）	有机物	有机物	有机物	绝大多数细菌和全部真核微生物

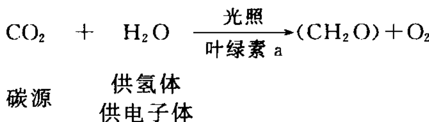
* 指 NH_4^+、NO_2^-、S、H_2S、H_2、Fe^{2+} 等

（一）自养型

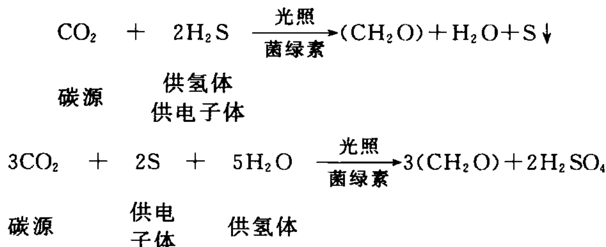
凡能够以 CO_2 或碳酸盐作为唯一碳源和以无机物作为供氢体、供电子体的营养类型称为自养型。如果以光作为能源的自养型生物称为光能自养型生物；如果以无机物氧化释放出的能量作为能源的自养型生物称为化能自养型生物。

1. 光能自养型

（1）产氧的光合作用类型　如蓝藻和原绿藻等光合细菌，光合作用一定有叶绿素 a 的参与，供电子体是水，具体过程与真核生物光合作用类似，只是光反应阶段有其特殊的方面。



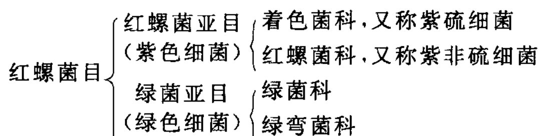
(2)不产氧的光合作用类型 有紫硫细菌和绿硫细菌等两个类群，它们含有菌绿素、类胡萝卜素和光合膜系统，不含有叶绿素 a，光合作用的供电子体一定不是水。这类微生物必须生活在严格的厌氧环境中，因为氧气的氧化性比二氧化碳强。光合作用通式如下：



紫硫细菌主要进行光能自养生活，其电子供体是 H_2S 或 S、H_2 等。紫硫细菌是兼性光能自养型，其电子供体是有机物和 H_2，利用 H_2S 的菌不多见。

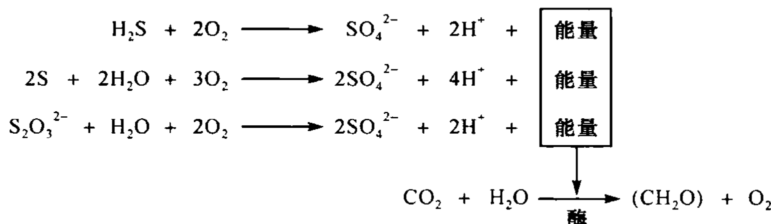
绿色细菌又称绿硫细菌，是严格厌氧的专性光养细菌，利用 H_2S、$S_2O_3^{2-}$、H_2 等作为电子供体。

紫硫细菌和绿硫细菌属于红螺菌目，图解如下：

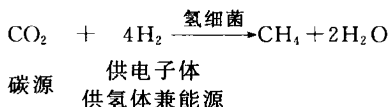


2. 化能自养型

(1)需氧的化能自养型 如硫细菌、铁细菌、硝酸细菌、亚硝酸细菌和多数氢细菌等。硫细菌利用 H_2S、S 和 $S_2O_3^{2-}$ 等无机物的氧化释放出来的能量：



(2)厌氧化能自养型 如氢细菌和甲烷菌。



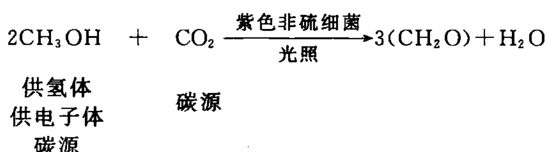
专性化能自养的微生物很少，多数是兼性自养的，有的还是以一种无机化合物作为能源，而利用一种有机物作为碳源的混合营养型。

已知的化能自养微生物都是细菌，绝大多数是好氧菌。在这些细菌中，无机电子供体如 S(能源物质)的氧化与 ATP 的产生相耦联；但从无机物如 H_2S 中脱下的氢(及电子)是直接进入呼吸链通过氧化磷酸化才产生 ATP 的。

(二)异养型

不能以二氧化碳作为唯一碳源或主要碳源，需要以有机物作为碳源和供氢体、供电子体的营养类型称为异养型。以光作为能源的异养型称为光能异养型；以有机物作为碳源、能源和供氢体的营养类型称为化能异养型。

1. 光能异养型 如紫色非硫细菌利用甲醇、阳光，细菌在缺氧的条件下利用丙酮酸与乳酸作为碳源和供氢体、供电子体。乙酸、丁酸和异丙醇都可作为某些红螺菌科细菌的碳源和供氢体。



2. 化能异养型　这是大多数微生物的营养类型。微生物的化能异养型又可分为寄生、腐生、兼性寄生或兼性腐生等类型。

必须指出，四大营养类型微生物的划分是相对的，很多情况下取决于生活的环境条件。许多微生物在光照和厌氧条件下为光能异养型，在黑暗和有氧气的条件下成了化能自养型。

二、微生物的能量代谢特点

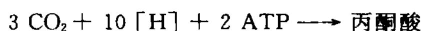
（一）化能微生物的产能代谢特点

很多微生物能利用光能或有机物氧化释放的能量，而有的微生物却能利用无机物氧化产能进行诸如主动吸收、合成代谢等需要耗能的生命活动，这是其他生物所不具备的。如硫细菌、氢细菌等化能自养型生物能利用无机物如 H_2S 和 H_2 氧化产能。

（二）微生物的耗能代谢特点

微生物的很多代谢过程需要消耗能量，如 CO_2 的固定和还原、生物固氮等。在 CO_2 的固定和还原过程中，大多数自养微生物是通过卡尔文一本生循环实现的。但绿色细菌、产乙酸菌和产甲烷菌是利用其他的途径固定 CO_2 的，如还原性三羧酸循环途径、乙酰－CoA 途径等。

绿色细菌，如嗜硫代硫酸盐绿菌利用还原性三羧酸循环途径固定 CO_2（图 15-1）。这条途径实质上主要就是三羧酸循环的逆向还原途径。每次循环固定 3 分子 CO_2，固定过程中需要还原态铁氧还蛋白，产物为丙酮酸。净反应式为：



$$3\ CO_2 + 10\ [H] + 2\ ATP \longrightarrow \text{丙酮酸}$$

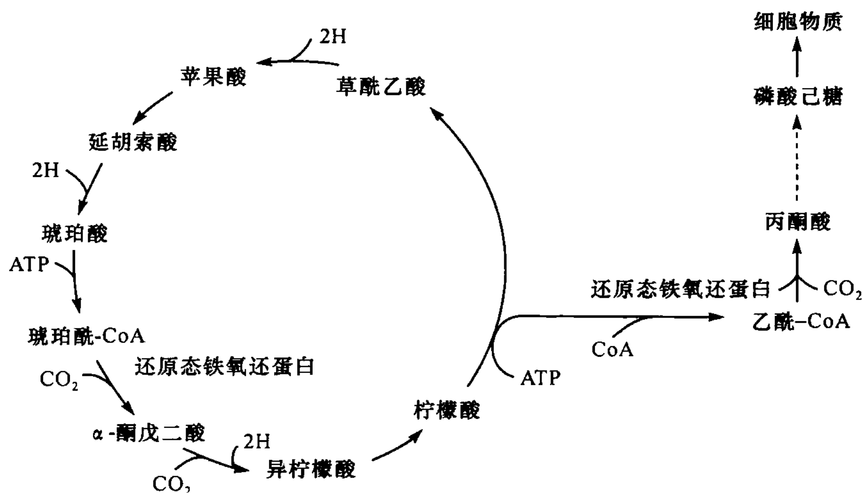


图 15-1　绿色细菌中固定 CO_2 的还原性三羧酸循环途径

至于微生物其他方面的物质代谢和能量代谢，如糖代谢、蛋白质代谢、核酸代谢、发酵、糖酵解途径、三羧酸循环途径、生物固氮及细胞内物质的转化等，都已在第四章中介绍过。

三、微生物的次级代谢及其产物

微生物从外界吸收各种营养物质，通过代谢活动生成维持自身生命活动的物质和能量的过程，称为初级代谢，也称基础代谢。次级代谢则指微生物生长到一定时期，以基础代谢的产物或中间产物为前体，通过支路代谢合成一些对微生物生命活动无明确功能的物质的过程。可见，初级代谢是微生物正常生命活动所

必需进行的代谢，如有些微生物的糖酵解、三羧酸循等过程，蓝藻的光合作用等，没有物种的特异性；次级代谢是微生物正常生命活动可有可无的代谢，有物种的特异性，其产物即次级代谢产物既不参与细胞的组成，又不是酶的活性基团，也不是细胞的贮存物质，大多分泌于胞外。根据其作用，可分为维生素、抗生素、生长刺激素、生物碱、毒素、色素等。

（一）维生素类

细菌、放线菌、霉菌、酵母菌的一些种，在特定条件下会合成超过自身需要的维生素。机体含量过多时可分泌于胞外。如大肠杆菌在人的大肠中能合成大量的维生素供人体需要。

（二）抗生素类

抗生素是某些生物在其生命活动中产生的能特异性抑制其他生物生命活动的次级代谢产物及其人工衍生物的总称。目前发现的抗生素大多数是放线菌产生的，有一些种类的细菌和真菌也能产生。

（三）生长刺激素

生长刺激素是由某些细菌、真菌、植物合成，能刺激植物生长的一类生理活性物质。已知有 80 多种真菌能产生吲哚乙酸，赤霉菌产生的赤霉素目前得到了广泛的应用。

（四）毒　素

微生物在代谢过程中产生的一些对动植物有毒害作用的物质称为毒素。细菌毒素大多数属于蛋白质，有外毒素和内毒素两类。外毒素能被分泌到胞外起毒害作用；而内毒素存积于细菌胞内，待细菌细胞死亡裂解后才能释放并起毒害作用。影响人类健康的霉菌毒素已知有上百种，有的毒性很强，如黄曲霉毒素。

（五）色　素

有的色素只能存在于胞内，有的色素能被分泌到胞外。色素有的脂溶有的水溶。有些种类的真菌和放线菌都能产生色素。

微生物的次级代谢产物很丰富，潜力很大，有极其广阔的应用前景。

四、培养基

培养基是为人工培养微生物而制备的、提供微生物以合适营养条件的基质。由于微生物种类、营养类型以及我们工作目的的多样性，故培养基的配方和种类很多，但是培养基的制备还是有章可循的。

（一）制备培养基的基本原则

其基本原则是：有的放矢、营养协调、条件适宜、经济节约、灭菌处理。

1. 有的放矢　“有的放矢”就是根据培养的对象和目的，如培养什么菌，获得什么产物，培养规模，是为了获得菌种还是为了发酵等来制备培养基。

(1)专寄生性微生物的培养基　这类微生物有病毒和亚病毒、立克次氏体、衣原体和有些螺旋体等，培养这类微生物的方法是将它们接种到动植物体内、动植物组织或细胞里培养。

(2)非专寄生性微生物的培养基　这类微生物有细菌、放线菌、酵母菌、霉菌和蕈菌等。

①自养型微生物的培养基，完全可由无机盐组成。

②异养型微生物的培养基，至少要有一种有机物，通常是葡萄糖。

③为了获得微生物细胞或作菌种培养用的培养基，一般地说营养成分宜丰富些，尤其是氮含量应高些，即碳氮比(C/N)低，有利于微生物的生长与繁殖。

④为了获取代谢产物或用作发酵的培养基，其 C/N 应高些，即含氮宜低些，以使微生物生长不致过旺而有利于代谢产物的积累。

2. 营养协调　培养基应含有维持微生物最适生长所需的一切营养物质。但更重要的是，营养物质浓度与配比要合适，这就是营养协调。就大多数异养微生物来说，它们所需各种营养素的比例大体是：水＞碳源＞氮源＞P、S＞K、Mg＞生长因子。

其中 C/N 尤为重要。不同微生物要求不同的 C/N。细菌和酵母菌培养基中的 C/N 约为 5/1，霉菌培养基中的 C/N 约为 10/1。

3. 条件适宜　主要是温度、pH、O_2 和渗透压等理化条件。一般说，生长最适宜的 pH 范围是细菌 7～

8,放线菌7.5～8.5,酵母菌3.8～6.0,霉菌则4～5.8。培养基pH可以通过加入碱性或酸性化合物(如NaOH和HCl)来调节。由于微生物在代谢过程中可能会产生使培养基pH改变的代谢产物,所以在培养基中应加入缓冲物质,如K_2HPO_4/KH_2PO_4。根据微生物的需要,可用NaCl来调节渗透压。

4.经济节约 原则大致有:以粗代精、以野代家、以废代好、以简代粮、以纤代糖、以氮代朊和国产代进口。

5.灭菌处理 为了避免杂菌污染,培养基必须及时严格灭菌,通常采用高压蒸汽灭菌。一般培养基用$1.05kg/cm^2$,121.3℃维持15～30min即可彻底灭菌。

(二)培养基的种类

培养基的种类繁多,可从不同角度进行分类。

1.根据所培养微生物的类群与营养类型区分 分别有细菌、放线菌、酵母菌、霉菌培养基和自养微生物、异养微生物培养基。

(1)营养肉汤培养基 这是常用的细菌培养基,其成分是“牛肉膏3g,蛋白胨5g,水1000mL,pH 7.2～7.4”。牛肉膏为瘦牛肉经过加热抽提并浓缩而成的膏状物,其中富含糖类、有机氮、水溶性维生素以及无机盐等水溶性营养物质。蛋白胨系植物或动物来源蛋白质经过粗消化的可溶性产物,它富含有机氮,可能还有维生素和糖类。

(2)高氏1号培养基 这是常用的放线菌培养基,属于合成培养基,其成分是“可溶性淀粉20g,KNO_3 1g,K_2HPO_4 1g,$MgSO_4\cdot 7H_2O$ 0.5g,NaCl 1g,$FeSO_4\cdot H_2O$ 0.01g,水1000mL,pH 7.2～7.4”。

(3)察氏(Zapek's)培养基 这是常用于培养酵母菌和霉菌的培养基,属于合成培养基,其成分有“蔗糖30g,KCl 0.5g,K_2HPO_4 1g,$FeSO_4$ 0.01g,$MgSO_4\cdot H_2O$ 0.5g,$NaNO_3$ 3g,水1000mL,pH 6.7”。

2.根据对培养基成分的了解程度区分 可分为化学成分确定的培养基或合成培养基、化学成分不确定的培养基或天然培养基以及化学成分部分确定的半合成培养基。

(1)合成培养基 是通过顺序加入准确称量的高纯化学试剂与蒸馏水配制而成的,所含成分(包括微量元素在内)以及它们的量都是确切地知道的,如培养细菌的葡萄糖铵盐培养基的成分是“葡萄糖20g,尿素3g,NaCl 5g,$(NH_4)_2SO_4$ 2g,$MgSO_4$ 0.4g,$MnSO_4$ 0.01g,K_2HPO_4 3g,$FeSO_4$ 0.01g,KH_2PO_4 1g,pH 7.0～7.2,水1000mL”。

上述的高氏1号培养基与察氏培养基也属于这类培养基。合成培养基一般用于实验室中进行的营养、代谢、遗传育种、鉴定和生物测定等定量要求较高的研究。

(2)天然培养基 采用动植物组织或微生物细胞或它们的提取物或粗消化产物配制而成。如营养肉汤培养基。配制这类培养基常用牛肉膏、蛋白胨、酵母膏、麦芽汁、玉米粉、马铃薯、牛奶和血清等营养价值高的物质。

(3)半合成培养基 是用纯化学试剂和天然物质配制而成的,如培养真菌用的马铃薯蔗糖培养基。

3.根据制备后培养基的物理状态区分 可以分为固体培养基、半固体培养基和液体培养基。

(1)固体培养基 常温常压下呈固体状态的培养基都称固体培养基。固体培养基有加了凝固剂后制成的;有直接用天然固体状物质制成的;还有在营养基质上覆上滤纸或滤膜等制成的。常用的固体培养基,是在液体培养基中加入琼脂(约2%)或明胶(5%～12%),加热到100℃,然后再冷却并凝固的培养基。常用于微生物的分离、计数、菌种鉴定、育种和菌种保藏等。

常用的凝固剂是琼脂,又称洋菜。琼脂没有什么营养价值,所以不为绝大多数微生物所分解液化。琼脂的熔解温度约96℃,凝固温度约40℃,透明、黏着力强,经过高压灭菌也不被破坏。

(2)半固体培养基 如在液体培养基中加0.5%或更低浓度的琼脂就制成柔软的糊状半固体培养基,它们用于厌氧细菌的培养,观察细菌运动能力、菌种保藏、菌种鉴定等,以及噬菌体效价的测定等方面。

(3)液体培养基 呈液态的培养基为液体培养基。它广泛用于微生物学实验和生产,在实验室中主要用于生理代谢研究和获得大量菌体。在发酵生产中绝大多数发酵培养基为液体培养基,这样能提高培养基的利用率。

4.根据培养基的功能区分 可分为基础培养基、选择培养基和鉴别培养基等。

(1)基础培养基 各种微生物的营养要求虽不相同,但大多数微生物所需要的基本营养物质是一样的。按一般微生物生长繁殖所需要的基本营养物质配制的培养基就成了基础培养基。牛肉膏蛋白胨培养基就

是最常用的基础培养基。基础培养基可以作为一些特殊培养基的基本成分，再根据某种微生物的特殊要求，在基础培养基中添加所需营养物质。

(2)选择培养基　选择培养基通过加入不妨碍目的微生物生长而抑制非目的微生物生长的物质以达到选择的目的。常用抑制物质有染料和抗生素。如分离真菌用的马丁氏培养基中加有抑制细菌生长的孟加拉红、链霉素和金霉素；分离产甲烷菌用的培养基通常都加有抑制真细菌的青霉素等。

选择培养基也可通过在培养基中加入目的微生物特别需要的营养物质而使它们加富以达到选择目的。这种选择培养基就是加富培养基。用于加富的营养物质通常是被富集对象专门需要的碳源和氮源，例如富集纤维素分解菌选用的纤维素；富集石油分解菌用的石蜡油；富集自生固氮菌用的甘露醇以及富集酵母菌用的浓糖液等。当然，温度、氧气和其他气体、pH 以及盐度等理化因素也可用来选择某些特殊类型的微生物，如嗜热和嗜冷微生物、好氧和厌氧微生物、嗜酸和嗜碱微生物以及嗜盐微生物等。

(3)鉴别培养基　鉴别培养基是一类在培养基中添加某种营养物质或/和化学物质(指示剂或抑制剂)而将目的或对象微生物的菌落与同一平板上的其他微生物菌落区别开来的培养基，所以鉴别培养基也有选择的含义。用于鉴别大肠细菌的伊红－美蓝(EMB)培养基是最好的例子，大肠杆菌产生的一种有机酸能使伊红－美蓝结合成黑色化合物，使菌群呈紫黑色并有金属光泽。EMB 培养基在饮用水、牛乳的细菌学检查以及遗传学研究上有着重要的用途。

第十六章　微生物的生长及其调控

第一节　微生物的研究方法

一、微生物的培养方法

（一）微生物的纯培养及获得方法

自然界中微生物的栖息是混杂的。微生物学中将在实验室条件下的一个单细胞繁殖得到的后代称为纯培养。为了获得纯培养，可采用显微镜挑取器直接在显微镜下挑取单个细胞进行培养。但通常采用稀释涂布法、稀释倒平板法、画线平板法或选择培养基分离法等来分离和纯化微生物。

（二）微生物的培养方法

根据微生物的代谢特点和培养目的，人为制备相应的培养基，在人为控制条件下，将所需培养的对象接种到培养基上让它生长繁殖。

二、微生物生长的测定方法

微生物生长的测定方法有多种，可根据研究对象或要解决的问题加以选择。

（一）单细胞微生物数目的检测方法

1.总细胞计数法　总细胞计数法常有：①血球计数板法；②涂片计数法；③比浊法。其中①和②又统称为直接显微镜计数法，其优点是直接、快速；缺点是不能区别细胞的死还是活；适用于单细胞的微生物或微生物的孢子的计数。比浊法的原理是含菌液体由于菌体细胞对光的消散作用而呈混浊，细胞数目越多，对光的消耗作用越强，混浊度就越高。

2.活菌计数法　是通过测定样品在平板培养基上形成的菌落数来间接确定其活菌数的方法，故又称为平数法，其根据是：在足够稀释的情况下一个菌落是由一个活细胞繁殖形成的。

(1)涂布平板法　用灭菌的涂布器将一定体积（不大于0.1mL）的适当稀释过的含菌液涂在无菌琼脂固体培养基的表面，然后保温培养直到菌落出现，记录菌落的数目并换算成每毫升试样中细胞数量。

(2)倒平板法　将已知体积（0.1～1mL）的适当稀释过的含菌液加到灭菌的平皿内，然后倒入融化后冷却到45℃的琼脂培养基，水平位置旋动混匀，待凝固后保温培养到菌落出现，然后与涂布平板法同样计数。

活菌计数法常常需要先将样品进行一系列的稀释。如果样品中活菌细胞数目太多，加到平板中培养后会造成菌落重叠在一起或多个菌形成一个菌落的现象，影响计数。活菌计数方法的优点是能够测出样品中的活菌数，且灵敏度高，因而被广泛应用于生物、医药制品的检定及食品、水质的卫生检定。但该法也存在着手续繁、需时长、影响因素多等缺点。

（二）微生物生长量和生理指标的测定方法

不是测定细胞的数量，而是测定细胞的生长量以及与生长量相平行的生理指标，常用以下方法：

1.湿重法　将微生物培养液离心，收集细胞沉淀物，然后称重。

2.干重法　先将离心得到的细胞沉淀物置100～105℃的烘箱中干燥过夜，然后再称重。

3.含氮量测定法　一般微生物细胞的含氮量比较稳定，故可用凯氏定氮法等测其总氮量，再乘以系数6.25（因为蛋白质分子的平均含氮量为16%）即为粗蛋白含量。蛋白含量越高说明菌体数和细胞物质量越多。

4. DNA 含量测定法　微生物细胞的 DNA 含量较稳定，故可采用适当的荧光指示剂或染色剂与菌体 DNA 作用，用荧光比色或分光光度法测得 DNA 的含量。

5. 其他生理指标　如测定碳、磷、RNA、ATP、DAP(二氨基庚二酸)的含量等。

第二节　微生物的生长

微生物的生长表现在微生物个体的生长和群体生长两个方面。微生物个体的生长包括个体细胞体积的增大和细胞数目的增多，即细胞同化产物的积累和细胞的分裂。微生物的群体生长可有以下几种类型。

一、无分支单细胞微生物的群体生长

(一)无分支单细胞微生物群体生长的特征

无分支单细胞微生物主要包括原核生物的细菌和真核生物的酵母菌，它们的群体生长是以群体中微生物细胞数量的增加来表示的，因而其生长速率就是指单位时间内细胞数目或细胞生物量的增加。通过一个细胞分裂周期，细胞的所有结构成分都被扩大 1 倍。由 1 个细胞分裂成为 2 个细胞的间隔被称为世代。一个世代所需的时间就是代时，因而代时也就是群体细胞数目扩大 1 倍所需的时间，有时也被称为倍增时间。图 16-1 表示的是一个倍增时间为 30min 的细胞经历若干代分裂后的情况。图中可见，每经历一个代时，细胞的数目就增加 1 倍，呈指数增加，因而被称为指数生长，这就是无分支单细胞群体生长的特征。指数生长可以用下式来表示：

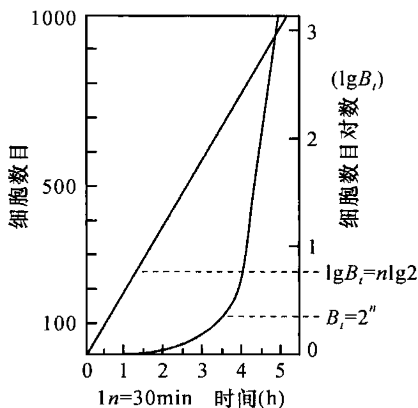


图 16-1　微生物的生长速率(群体的变化)

$$B_t = B_0 \times 2^n$$

式中 B_0 为起始时细胞数目，B_t 为指数生长某个时刻 t 时的细胞数目，n 为世代数。B_0、B_t 和 t 可由实验获得，n 可通过上式计算得出，将等式两侧取对数重排后得：

$$\lg B_t = \lg B_0 + n\lg 2$$

$$n = \frac{\lg B_t - \lg B_0}{\lg 2} = \frac{\lg B_t - \lg B_0}{0.301}$$

(二)无分支单细胞微生物的群体生长曲线

以细菌为例介绍无分支单细胞微生物群体生长的规律，其结论也基本适用于酵母菌。将少量细菌纯培养接种到一确定量的新鲜液体培养基(不补充和更新)中，在适宜条件下培养，每隔一定时间测定培养液中细菌细胞数目，可以看到以下现象：开始有一短暂时间，细菌细胞数量并不增加，随后细胞数目增加很快，继而细胞数又趋稳定，最后逐渐下降。如果以培养时间为横坐标，以细菌细胞数目的对数或生长速率为纵坐标作图，可以得到如图 16-2 所示的曲线，被称为生长曲线。生长曲线代表了细菌在新的适宜环境中生长、分裂直至衰老、死亡全过程的动态变化规律。通常根据单细胞微生物生长速率的不同，将生长曲线分为延滞期、对数期、稳定期与衰亡期 4 个主要时期。

1. 延滞期　又称调整期或适应期。该期的细胞增长率极小，细胞的 DNA 转录和翻译等代谢十分活跃，产生各种诱导酶，对外界环境的不良变化敏感。影响延滞期长短的因素很多，除菌种本身外，主要还有三种因素：

(1)菌种年龄　用对数期的作菌种时，其延滞期最短；其次是稳定期的作菌种，取自衰亡期的作菌种时延滞期最长。

(2)接种量　实验证明，接种量越大，延滞期越短。

(3)培养基成分　培养基成分与原菌种培养基越相近并营养丰富一些，延滞期越短。

出现延滞期的原因，是由于接种到一个新的培养基中的菌种细胞，一时还缺乏分解或催化新培养基中

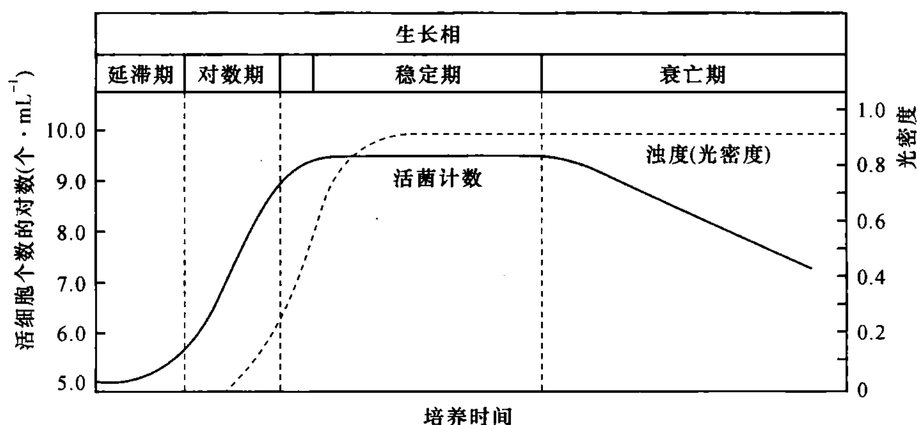


图 16-2　典型细胞生长曲线

的有关底物的酶或辅酶;或是缺乏某些充足的中间代谢产物。

2. 对数期　又称指数期。这时细胞数目的增长呈几何级数增长,是增长速率最大、代时最短的时期。这时各个细胞的成分十分均匀,生理特性一致,代谢旺盛,各种酶和生长因子丰富,酶活性最大,细胞大小相似,因此对数期的细菌是发酵生产的最佳菌种,是科研的理想材料,是用作增殖噬菌体的宿主的最适菌龄。出现对数期的原因是:诱导酶的种类和数量充分,生活条件优越,没有生存斗争。

3. 稳定期　这时繁殖产生的新细胞速率与细胞死亡速率相近甚至相等,细胞增长速率为 0,整个群体的菌体细胞总量最多。此时的细胞内开始积累糖原、异染粒和脂肪等内含物;有的开始产生次级代谢产物;芽孢杆菌开始形成芽孢。稳定期到来的原因有:营养物尤其是生长限制因子的耗尽,营养物的比例失调,酸、醇和毒素等有害代谢产物的累积,pH 发生变化,等等。如果及时补充营养,或取走代谢产物,或改善通气、调节 pH、搅拌培养基、通入冷却水等培养条件,可以延长稳定期,从而获得更多的菌体或代谢产物。就是基于这个原理,工业上人们才可以进行微生物的连续培养(图 16-3),提高设备的利用率,获得更大菌体或次级代谢物的产量。

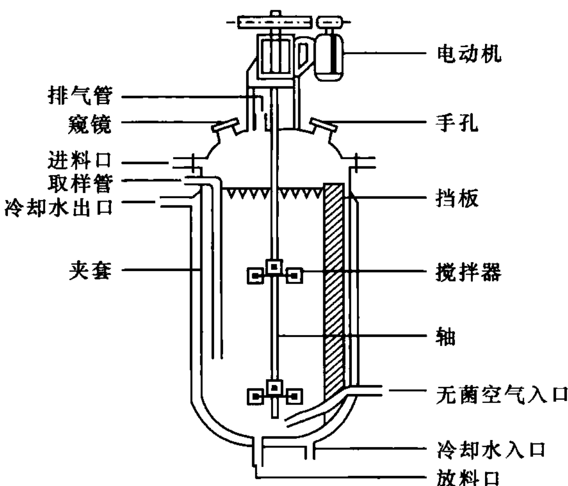


图 16-3　典型好氧发酵罐的构造(连续培养装置)

4. 衰亡期　在这个时期,微生物个体的死亡速度超过新生速度,整个群体呈负增长状态;细胞衰老,容易突变,形态多态化甚至自溶;活的细胞继续产生次级代谢产物;芽孢杆菌产生芽孢;等等。存在这个时期的原因主要是培养基中营养物质严重缺乏、有害代谢产物的大量积累,因而生存环境严重恶化。

二、丝状微生物的群体生长

(一)丝状微生物群体生长的特征

丝状微生物包括具分支的原核生物放线菌和丝状真菌。这类微生物在液体培养基中虽然也可以几乎以均匀分布的菌丝悬浮液的方式生长(丝状生长),但大多数情况下是以分散的沉淀物方式在发酵液中出现(沉淀生长),沉淀物形态从松散的絮状沉淀到堆集紧密的菌丝球不等。接种体积的大小、接种物是否凝聚,以及菌丝体是否易于断裂等因素的综合作用决定着丝状微生物是丝状生长还是沉淀生长。丝状微生物生长通常以单位时间内微生物细胞的物质量(主要是干重)的变化来表示。

(二)丝状微生物群体生长曲线

丝状微生物的群体生长有着与单细胞微生物类似的规律。例如,腐皮镰孢菌在深层通气液体培养基中的生长曲线也显示具有延滞期、对数期、稳定期和衰亡期(图16-4)

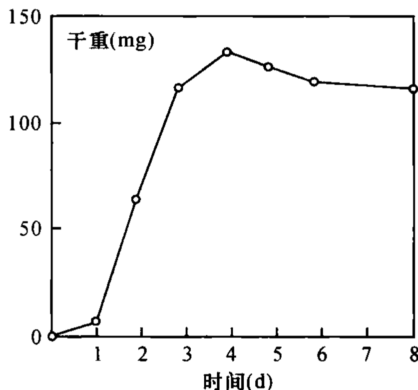


图16-4　腐皮链孢菌通气液体培养的生长曲线

第三节　环境因素对微生物的影响

一、温　度

对微生物影响的环境因素主要有温度、pH和氧气。每种微生物都有温度三基点,但微生物的最适生长温度通常靠近最高生长温度。根据微生物的生长温度范围,可区分为嗜冷、嗜温、嗜热和嗜高热微生物四类(图16-5)。北极地区或海洋深处的微生物都是嗜冷微生物;大多数微生物如人体病原菌属于嗜温微生物;嗜热微生物多存在于堆肥或发酵堆料中,以及一些热电厂、家用或工业用热水器等环境中;嗜高热微生物都是古细菌,它们通常生长在热泉、火山喷气口或海底火山喷气口附近环境中。

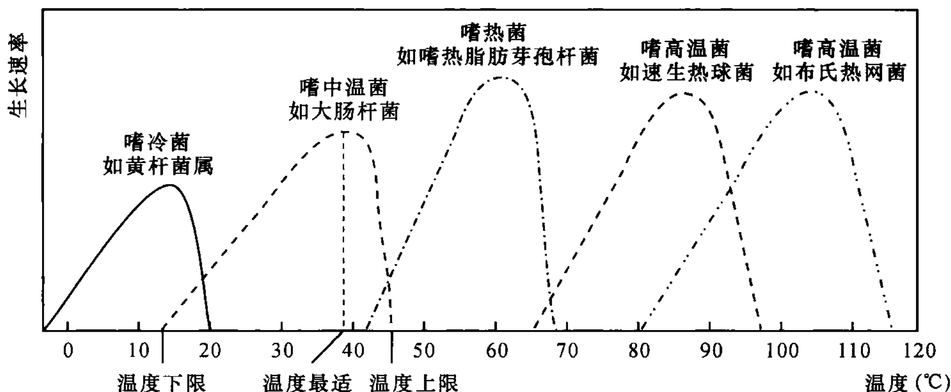


图16-5　温度与嗜冷菌、嗜中温菌、嗜热菌及两类嗜高温菌生长速率的相关性及嗜中温菌的温度三基点

微生物能在低温下生长的主要原因有二:①它们的酶只有在低温下才能有高效性,而对高温敏感,30℃以上容易失活;②细胞的生物膜的磷脂分子含有较多的不饱和脂肪酸,使其在低温下仍能保持一定的流动性。

微生物能在高温下生存的主要原因是:①它们的酶和其他蛋白质在高温下更稳定,催化效率更高;②它们的蛋白质合成机构及细胞膜等结构成分也同样是热稳定的;③细胞的生物膜的磷脂分子富含饱和脂肪

酸，因而只有在高温下才使生物膜具有流动性，古细菌的膜脂甚至不含脂肪酸，全由植烷醇(C_5)组成的化合物所取代。

二、pH值

pH值影响微生物的生长，是因为介质pH：①影响生活环境中营养物质的可给态和有毒物质的毒性；②影响菌体细胞膜的带电荷性质、膜的稳定性及膜对物质的吸收能力；③使菌体表面蛋白质变性或水解；④影响酶的活性。每一种微生物都有pH三基点，有嗜酸性、嗜中性和嗜碱性微生物之分。

三、氧　气

如图16-6，根据微生物对氧气的要求，可将微生物分为三类。

1. 好氧微生物　好氧微生物又可分为专性好氧微生物和微好氧微生物。后者只有在氧气浓度较低的环境下生长最好，如霍乱弧菌。

2. 兼性好氧微生物　这类微生物在有氧和无氧条件下均能正常生长，但在有氧条件下的生长比在缺氧条件下的生长更旺盛，如酿酒酵母和大肠杆菌。

3. 厌氧微生物　厌氧微生物是不能利用氧作为末端电子受体的微生物，可分为耐氧厌氧微生物和严格厌氧微生物。前者尽管不需要氧但可耐受氧，并在氧气存在的条件下仍能营厌氧呼吸而生长，如乳酸杆菌和某些链球菌。后者则对氧气敏感，在有氧气存在时会被杀死，如破伤风杆菌和产甲烷杆菌。

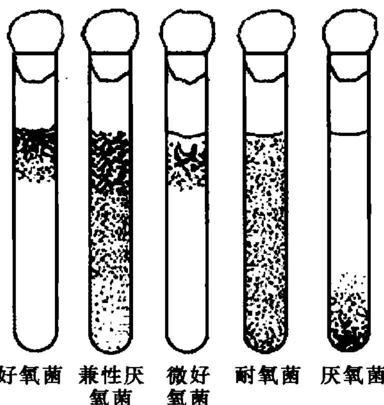


图16-6　不同微生物在半固体琼脂柱中的生长状态(模式图)

严格厌氧微生物并不是被氧气直接杀死，而是由于缺乏相应的酶(如过氧化氢酶)而不能解除某些氧代谢中间产物(如H_2O_2)的毒性而死亡。其他类型的微生物都具有过氧化氢酶这一类的酶。

第四节　微生物生长的控制

一、几个概念

1. 灭菌　能够杀死或消除材料或物体上包括芽孢在内的全部微生物的方法称为灭菌。
2. 消毒　能够杀死、消除或降低材料或物体上的病原微生物，使之不致引起疾病的方法称为消毒。
3. 防腐　能够防止或完全抑制微生物生长，但不能杀死微生物群体的方法称为防腐。
4. 化疗　利用具有高度选择毒性的药物抑制或杀死宿主体内病原微生物的措施，达到治疗疾病的目的。

二、微生物生长的控制方法

(一)物理方法的控制

常用的物理杀菌方法的特性见表16-1。

表16-1　某些物理杀菌剂的特性

杀菌方法	作用机理	应用
干热	蛋白质变性	烘箱加热灭菌玻璃器皿和金属物品，火焰灼烧微生物
湿热	蛋白质变性	高压蒸汽灭菌培养基等不能干热灭菌、不被湿热破坏的物品
巴斯德消毒法	蛋白质变性	灭菌牛奶、乳制品和啤酒中的病原菌

续　表

杀菌方法	作用机理	应　　用
冷藏	降低酶促反应速率	可保藏新鲜食品数日；不能杀死大多数微生物
冷冻	极大地降低酶促反应速率	可保藏新鲜食品数月；不能杀死大多数微生物；可用于菌种保藏
干燥	抑制酶活性	某些水果和蔬菜的保藏；结合烟熏可用于香肠和鱼等食品的保藏
冷冻干燥	脱水作用抑制酶活性	用于食品保藏及菌种保藏（可达数年）
紫外光	蛋白质和核酸变性	用于降低手术室、动物房和培养室空气中的微生物数量
离子辐射	蛋白质和核酸变性	用于塑料制品和药物的灭菌及食品保藏
强可见光	光敏感物质的氧化	与染料合用可杀灭细菌和病毒，可帮助衣物消毒
过滤	机械性地移去微生物	用于易被热破坏的培养基、药物和维生素液等物品的灭菌

1.高温　加热引起的微生物个体的死亡是以指数速率进行的。灭菌的速率与温度高低和菌的抗热性有关，灭菌所需的时间与起始微生物总数有关。高温灭菌有干热灭菌、湿热灭菌和巴斯德消毒法三种。

(1)干热灭菌　干热灭菌常有烘箱热空气法和火焰焚烧法，前者温度可达到 170℃ 持续 1 小时，或 160℃持续 2 小时。此法适用于对一些玻璃器皿或金属制品等耐热物品进行灭菌。

(2)湿热灭菌　在相同温度下湿热灭菌比干热灭菌的效力更高。这是因为：a. 热蒸汽对细胞成分的破坏作用更强；b. 热蒸汽比热空气穿透力强；c. 蒸汽存在潜热。

湿热灭菌有水煮沸法和高压蒸汽锅法。高压蒸汽灭菌一般在 121℃（1.03×10^5 Pa）持续 15～20 分钟，这种技术是利用高温而不是高压。水煮沸法需要持续 15 分钟以上的时间。

(3)巴斯德消毒法　是巴斯德发明的。此法就是采用温和加热处理，以降低牛奶和其他对热特别敏感的食品中微生物群体数量的方法，而不致损坏食品的营养和风味。此法只能消毒不能灭菌。用此法处理牛奶可采用 71.6℃快速处理至少 15min 或 62.9℃处理 30min 两种方法。

2.低温　低温有冷藏法和冷冻法。前者设置的温度是 5℃，微生物生长缓慢；后者设置的温度是 －10℃，微生物生长基本上停止。冷冻法也可用作菌种保藏，但所用温度更低，如－80℃以下，甚至－196℃液氮中保存。

3.辐射　紫外光、电离辐射（X、γ 射线等的作用）和某种条件下的强可见光等的辐射作用。

4.干燥和渗透压

(1)干燥　干燥是使物品或培养物脱水的方法。干燥并不一定杀死微生物，但因使细胞失水造成代谢停止而抑制微生物的生长，有时也会引起某些微生物的死亡。

(2)渗透压　盐腌制咸肉，糖浸果脯等均属此法，这样可使细胞脱水而限制微生物的生长。

5.过滤　就是通过将微生物从液体中移走而不是用杀死的方法来控制液体中微生物的群体。如用膜滤器来过滤。

(二)化学方法的控制

化学方法可分为三类：消毒剂、防腐剂和化学治疗剂。

1.消毒剂和防腐剂　消毒剂是指那些可以抑制或杀灭病原微生物，但对人体也可能产生有害作用的化学试剂，主要用于抑制或杀灭物体表面、器械、排泄物和周围环境中的微生物。防腐剂则是指那些可以抑制微生物生长，但对人体或动物体的毒性较低的化学试剂，可用于人体的表面，如皮肤、黏膜、伤口等处防止感染，也有的可用于食品、饮料、药品的防腐作用。但现时这两类试剂的界线已不很严格。常用的化学杀菌剂的特征见表 16-2。

(1)醇类　醇类是脂溶剂，可使生物膜损伤，同时能使蛋白质变性，低级醇还是脱水剂，因而有杀菌能力。但醇类对细菌芽孢无效，主要用于皮肤和器械消毒。

无水乙醇与菌体接触后使细胞迅速脱水，表面蛋白（包括水通道蛋白）凝固，在菌体表面形成保护膜，防

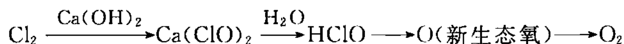
止乙醇分子进一步渗入，影响杀菌能力。实验表明70%浓度的乙醇杀菌效果最好，实际工作中常使用75%的乙醇。

(2)醛类　醛类的作用主要使蛋白质烷基化，改变酶或蛋白质的活性，使菌的生长受到抑制或死亡。常见的是甲醛，40%的甲醛水溶液称福尔马林，有刺激性和腐蚀性，不宜在人体使用；常以2%浸泡器械或10%熏蒸房间。

表16-2　某些化学杀菌剂的特性

杀菌剂	作用机理	应　　用
肥皂和去垢剂	降低表面张力，使微生物易受其他试剂影响	洗手，洗衣物，厨具和乳品用具的消毒
表面活性剂	高浓度时溶解脂类，破坏细胞膜，使蛋白质变性、酶失活；低浓度时作为浸润剂发挥作用	阳离子表面活性剂用于厨具消毒，阴离子表面活性剂用于洗涤衣物和清洁家庭物品，新洁尔灭用于皮肤和黏膜消毒
酸	降低pH值，使蛋白质变性	食品保藏
碱	升高pH，使蛋白质变性	作为肥皂的成分
重金属	使蛋白质变性	硝酸银可防治淋病，汞化合物可消毒皮肤和物体表面，铜可抑制藻类生长，硒可抑制真菌生长
卤素	在有机质缺乏时可氧化细胞成分	氯可用于水和厨具的消毒，碘化物常用于皮肤消毒
醇类	与水混合使蛋白质变性	异丙醇用于皮肤消毒，乙二醇和丙二醇可用作熏蒸剂
酚类	破坏细胞膜、使蛋白质变性、酶失活，不受有机质的影响	苯酚用于表面消毒和废弃培养物的灭活；戊基苯酚可杀灭微生物营养体，皮肤和物体表面的病毒；葡萄糖酸、双氢苯胍作为外科清洗消毒剂特别有效
氧化剂	破坏二硫键	过氧化氢可用于清洗创伤，高锰酸钾可用于器皿消毒
烷化剂	破坏蛋白质和核酸结构	甲醛可使病毒失活而不影响其抗原特性；戊二醛可用于器皿的消毒；β-丙内酯可以杀灭肝炎病毒；氧化乙烷可用于不耐高温物体的灭菌
染料	可以干扰复制或阻止细胞壁的合成，一些碱性染料的阳离子可与菌体的羧基或磷酸基作用。某些染料可穿过病毒与核酸结合，当见光时被灭活	吖啶可用于清洗创伤，结晶紫可用于处理原生动物和真菌引起的感染

(3)氧化剂类　常用的氧化剂类有卤素、过氧化氢、高锰酸钾。碘酒含有乙醇、碘和碘化钠(或钾)，用于皮肤消毒比任何其他药品强。漂白粉是将氯气通过熟石灰而生成的，主要成分是氯化钙和次氯酸钙。次氯酸钙很不稳定，在水中分解成次氯酸，而次氯酸解离放出新生态氧(具有强烈的氧化作用)而杀菌，即：



$$Cl_2 \xrightarrow{Ca(OH)_2} Ca(ClO)_2 \xrightarrow{H_2O} HClO \longrightarrow O(\text{新生态氧}) \longrightarrow O_2$$

2. 化学治疗制　化学治疗剂是指那些能够特异性地作用于某些微生物并具有选择性毒性的化学药剂，它们与非特异性的化学药剂相比，对人体几乎没有什么毒性或毒性很小，可用作治疗微生物引起的疾病。化学治疗剂根据来源分为两类：一类是人工合成，主要是一些生长因子类似物，被称为合成药；另一类是微生物所产生的，被称为抗生素。

(1)生长因子类似物　生长因子类似物是指在结构上与微生物的生长因子相似但又有区别，在菌体细胞内不能起生长因子的同样作用，却能够阻止微生物对生长因子的利用，因而可以抑制微生物的生长。磺胺类药物是第一个被人类发现的，也是第一个被成功地用于特异性抑制某种微生物生长的治疗疾病的化学治疗剂。

(2)抗生素　抗生素就是生物在其生命活动过程中产生的一种次级代谢产物或其人工合成的衍生物，它们在很低浓度时就能抑制或影响其他种生物的生命活动。抗生素最初是由英国科学家弗来明在20世纪20年代末期偶然发现的，40年代初才作为化学治疗剂生产问世。

抗生素以前被称为抗菌素，事实上不仅有抗菌作用，而且对螺旋体等其他致病微生物及恶性肿瘤也有良好的抑杀作用。近年来提倡抗菌素改称为抗生素。抗生素抑制或杀死微生物的能力可以从抗生素的抗菌谱和效价两方面来评价。

①抗生素的抗菌谱　抗生素的抗菌谱就是某种抗生素的作用对象有一定的物种范围。抗菌谱的范围宽的抗生素，叫广谱性的抗生素，如四环素、土霉素对 G^+ 和 G^- 细菌都有作用。抗菌谱范围只限少数微生物种类的抗生素叫狭谱抗生素，如青霉素只对 G^+ 菌有效。

②抗生素的效价单位　抗生素的效价单位就是衡量抗生素有效成分多少的一种计量单位。有的是以抗生素的相当生物活性单位的重量作为单位，如 1μg＝1 单位(U)，链霉素盐酸盐就是以此来表示的；有的则是以纯抗生素的活性单位相当的实际重量为 1 单位而加以折算的，如青霉素单位最初是以能在 50mL 肉汤培养基内完全抑制金黄色葡萄球菌生长的最小青霉素的量作为一个单位，以后青霉素纯化后确定这一量相当于青霉素钠盐 0.5988μg，因而定 0.5988μg 青霉素钠盐为一个青霉素单位。

抗生素的种类很多，其作用机理大致分为 4 类：①抑制细胞壁的合成；②破坏细胞膜的功能；③抑制蛋白质的合成；④抑制核酸的合成。如图 16-7 所示。

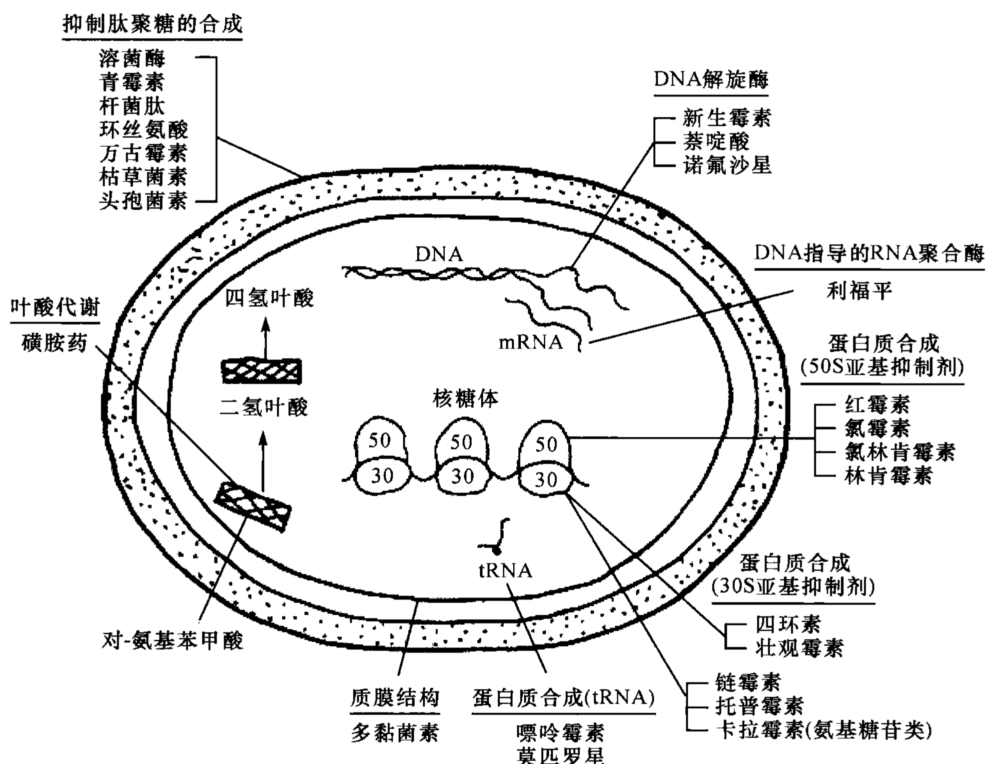


图 16-7　主要抗生素和化学治疗剂的作用模式

(三)微生物的抗药性

微生物的抗药性就是微生物能够抵抗化学药物作用而正常生长的能力。其抗药机制有 6 种：①某微生物缺乏某类药物作用的结构；②化学治疗剂不能穿过细胞膜进入胞内；③化学治疗剂被变为无活性的形式；④药物的作用部位被修饰改变；⑤被药物阻断的代谢途径发生遗传改变；⑥将进入到胞内的药物泵出胞外。

微生物的抗性是由染色体 DNA 或质粒 DNA 所编码的。由染色体 DNA 所编码的药物抗性是通过自发突变的积累和自然选择作用而产生的，常常需要一个很长时间才在一个微生物群体中变得非常明显。

附一：外毒素、内毒素、类毒素和抗毒素

1. 外毒素　细菌在代谢中合成并分泌到菌体外的毒素称为外毒素。能产生外毒素的细菌主要是一些 G^+ 菌，如白喉杆菌、破伤风杆菌、肉毒杆菌、金黄色葡萄球菌等；以及少数 G^- 菌，如痢疾杆菌、霍乱弧菌等。外毒素的化学成分是蛋白质，有以下特点：①毒性强，如破伤风外毒素对小白鼠的致死量为 10^{-6} mg；②不耐

热；③具有选择性的毒害作用，并产生特异性症状；④抗原性强，即以外毒素刺激动物机体可产生大量的抗毒素（属于抗体）。

2.内毒素　内毒素是存在于大多数 G^- 菌细胞壁中的脂多糖，只有当菌体死亡裂解后才会从细胞壁上释放出来侵害寄主机体，因此称为内毒素，如痢疾杆菌、伤寒杆菌都能产生内毒素。内毒素比外毒素的毒性弱得多；对热稳定；毒害作用不表现为组织器官的选择性，由不同病原菌的内毒素引起的症状大致相同，如发烧、血压下降、酸中毒等。

3.类毒素　如破伤风类毒素、白喉类毒素等。细菌的外毒素经甲醛溶液处理后失去毒性，但仍保留抗原性即成为类毒素。类毒素在预防由外毒素引起的传染病中起着重要作用，可用它给人类接种进行人工自动免疫。内毒素不能转化为类毒素。

4.抗毒素　把类毒素作为抗原注射到马等动物体内，马受到类毒素的刺激产生出相应的抗体，即为抗毒素。抗毒素主要用于外毒素所致疾病的治疗和紧急预防，属于被动免疫，效果不能持久，如破伤风抗毒素。另一方面，抗毒素又能以抗原的作用使人体产生相应抗体，若再次接受抗毒素治疗，就有可能发生免疫反应而导致异常的免疫现象，即过敏反应。因此，接受抗毒素治疗前必须进行皮试。

附二：菌苗和疫苗

菌苗是人类为了预防疾病用某种疾病的致病细菌，经过灭活（即杀死）或减毒处理后制成的能够预防这种疾病的细菌制剂，如百日咳菌苗、流脑菌苗等。疫苗是人类为了预防疾病，用某种疾病的病毒或立克次体等经过培养，经过减毒或灭活等方式处理后制成的能够针对这种疾病起到预防作用的生物制剂。如乙型肝炎疫苗、狂犬病疫苗等。菌苗和疫苗都没有致病能力，但仍具有免疫原性的特点。

菌苗、疫苗和类毒素这三种都是免疫抗毒，都可以预防某种疾病用，国际上把这三种制剂统称为疫苗。

第五节　微生物生态

一、微生物在自然界中的分布

微生物在自然界中的分布极其广泛，无论在土壤、河流、空气、动植物体内外以及某些极端环境下，如高山、深海、冰川、盐湖和沙漠等无所不在。这里主要介绍四种环境中的微生物类群。

（一）土壤中的微生物

土壤中的微生物种类多、数量大。土壤是微生物的大本营，也是人类菌种的资源库。其中以细菌最多，放线菌次之，然后是霉菌，酵母则较少。土壤微生物是构成土壤肥力的重要因素，土壤微生物（如固氮菌、硝化细菌等）数量的多少是土壤肥力的一项重要指标。

（二）水中的微生物

分淡水中的微生物和海水中的微生物。

1.淡水微生物　淡水微生物的种类和数量常受水中所含营养物质和其他环境因素如温度等影响，尤其是水中的有机物含量。

自来水必须达到一定的微生物标准才能用于饮用，我国规定：1mL 自来水中的细菌总数不能超过 100 个（37℃，24h），而 1L 自来水中的大肠杆菌菌群数不能超过 3 个（37℃，48h）。

2.海水微生物　海水微生物以嗜盐菌为多，而且越接近海岸的水中，菌数越多；远离海岸的水中，菌数越少。

（三）空气中的微生物

空气中没有微生物可利用的营养物质和足够的水分，因此，空气不适于微生物的生长和繁殖。但是空气中还是存在一定数量的微生物菌体和孢子，主要有各种球菌、芽孢杆菌和霉菌孢子，此外还有某些病原体。它们主要来自于土壤、水体和其他生物体。空气中的灰尘越多，其含菌量就越大。空气中的微生物是人和动植物的病原菌、发酵工业的污染菌和工农业产品上霉腐微生物的重要来源，通过消毒、灭菌和空气过滤等措施，可达到减少空气中有害微生物、净化空气的目的。

(四)人体的正常菌群

在正常人体的外表面和体内的各个部位存在着许多数量大、种类稳定、对人体有益的微生物,称为正常菌群。正常菌群之间、正常菌群与宿主之间构成微生态系统。在人体的内部和外部,主要存在着皮肤、口腔、消化道、呼吸道和泌尿生殖道等五大微生态系统,其中最为突出的是,消化道中的微生物数量竟占人体总微生物数量的78.7%。

正常情况下,正常菌群与人体保持着互利而又协调的微生态关系。人体为正常菌群提供合适的生态环境,而正常菌群的存在和活动,对抑制外来致病菌,提供维生素,产生消化酶,分解有毒物质,促进肠胃蠕动,增强免疫力等方面,有利于促进人类身体健康。但是,在某些特殊情况下,如人体的免疫力下降,正常菌群的生长部位发生改变,或人体长期服用某种抗生素,就会破坏正常的微生态关系,导致菌群失调,使人体致病,称为内源性感染。

二、微生物与生物环境间的关系

微生物与生物环境间的关系主要有共生、共栖(又称互生)、拮抗和寄生等。如蓝藻与某些真菌共生形成地衣,好氧性自生固氮菌与纤维素分解菌共栖在一起互惠互利,青霉菌和革兰氏阳性菌之间存在的拮抗关系,噬菌体与细菌之间的寄生关系,等等。

三、微生物与自然界物质循环

1. 参与碳循环　微生物由于呼吸作用和诸如蓝藻、光合细菌等的光合作用而参与自然界的碳循环,尤其是微生物中的分解者(即腐生性微生物)在自然界碳循环中有着极为重要的作用,可以说是必不可少的,如图16-8。自然界中有多种有机物,如纤维素、半纤维素和木质素等都是动植物无法分解的,却能被多种微生物所分解。

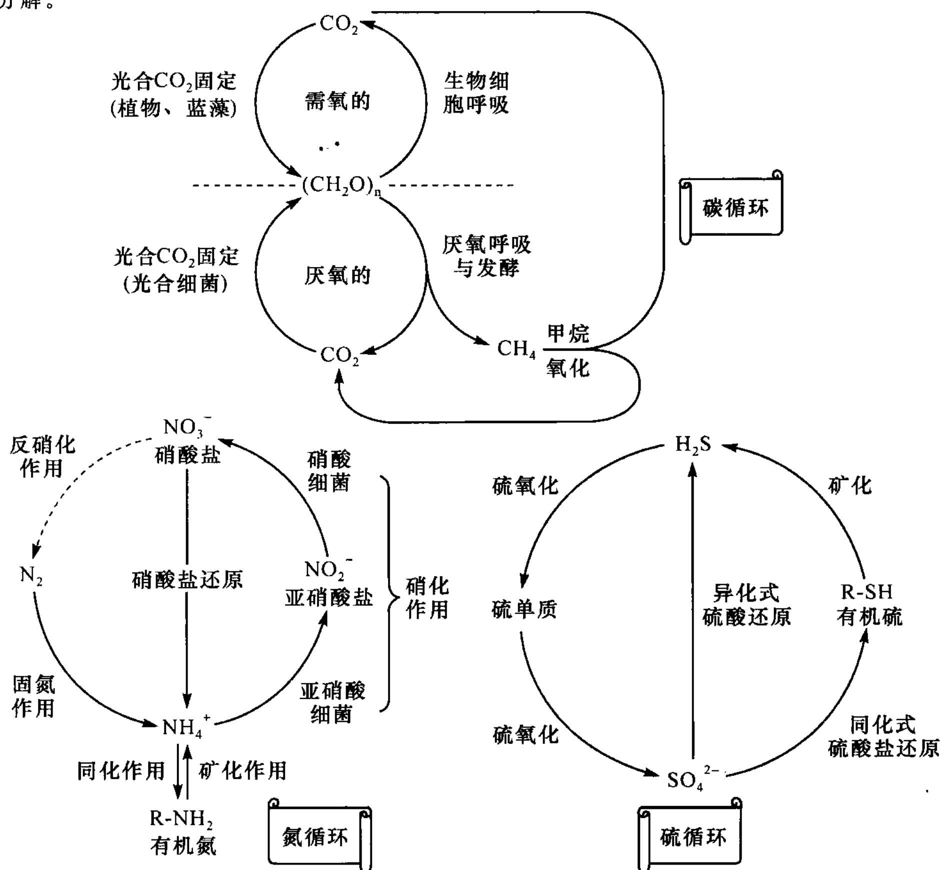


图16-8　微生物参与下的碳、氮、硫元素循环

2. 参与氮循环　微生物由于具有固氮作用、氨化作用（又称矿化作用）、硝化作用、硝酸盐和铵盐的同化作用、反硝化作用而参与自然界的氮循环，尤其是固氮作用、硝化作用和反硝化作用是原核微生物所特有而真核生物所没有的，固氮作用和反硝化作用也是自然界中氮循环的必备环节。

3. 参与硫循环　微生物由于能进行硫酸盐的同化作用、脱硫作用、硫化作用和反硫化作用而参与自然界的硫循环，尤其是脱硫作用、硫化作用和反硫化作用都是微生物所特有的能力。

硫酸盐的同化作用是指硫酸盐经植物和微生物吸收利用后，最终以巯基形式掺入到新合成的蛋白质等有机硫化物中。

脱硫作用是指生物体中蛋白质等有机硫化物，经腐败微生物降解成为 H_2S 的过程。

硫化作用也就是硫的氧化作用，是指 H_2S 或单质 S 经微生物（如好氧菌或光合厌氧菌）氧化作用而成为硫或硫酸的过程。微生物硫化作用所产生的硫酸可供植物吸收利用，而且还有利于磷、钾等元素的溶解和被利用。

反硫化作用也就是硫或硫酸盐的还原作用，是指硫或硫酸盐经厌氧菌作用而被还原成为 H_2S 的过程。在通气不良的土壤中，易发生硫酸盐还原作用，所产生的 H_2S 可造成水稻烂秧。

微生物不仅在自然界的硫循环中发挥重要作用，而且也与硫矿的形成，铜、铀等金属的沥滤，以及地下管道、船舰、建筑物基础的腐蚀等有着密切的关系。

四、微生物与环境保护

环境保护主要涉及消除环境污染和保护生态环境两方面，微生物在环境保护中起着重要作用。

1. 微生物有降解有毒物质的重要作用　自然界中存在着许多有毒物质，如氰化物、多氯联苯、多环芳烃等，它们严重危害人类健康和威胁动植物的生存。这些有毒物质都可以被某些微生物所降解。如某些假单胞菌能产生氰化物水解酶，水解氰化物为 CO_2 和 NH_3。另有一些假单胞菌能把丙烯腈水解成 CO_2 和水，等等。

2. 污水的微生物处理　其基本原理是：微生物以污水中的有机物作为营养物，将其分解利用，使微生物大量生长繁殖，从而使污水得到净化。

3. 利用微生物监测环境污染　其基本原理是：微生物与环境有着密切关系，环境状况的任何变化都对微生物菌群的生长繁殖、代谢活动产生直接影响，故可利用某些特殊类型微生物作为环境污染的指示菌。如粪便污染指示菌的监测，通常用水中的大肠杆菌数量来间接说明水体被粪便的污染程度。

第五篇

遗传与进化

第十七章　遗传物质的功能单位

第一节　遗传物质是核酸

一、在理论上，遗传物质必须具有的特点

1. 分子结构具有相对的稳定性。这样，生物个体的各种性状能保持相对的稳定。

2. 能进行严格的自我复制。这样，在生物个体的前后代之间有传递遗传信息的作用。

3. 能在子代的个体发育过程中控制合成与亲代相同的蛋白质。这样，便能出现与亲代相同的遗传性状。

4. 能产生可遗传的变异。这样，便有助于生物进化。从地球上生命诞生以来的三十多亿年的进化事实，证明了生物是在不断发生进化的。

二、在实践上，有“噬菌体侵染细菌”、“肺炎双球菌的转化”等实验的证据

通过理论分析和实验证明，具有 DNA 的生物，其遗传物质是 DNA，细胞生物和部分病毒都是如此；像烟草花叶病毒等多数植物病毒、艾滋病病毒、“非典”的冠状病毒、禽流感病毒、流感病毒等只有 RNA 而没有 DNA，所以这些病毒的遗传物质是 RNA。

第二节　基因概念的发展

一、孟德尔的遗传因子

孟德尔(1822—1884)自 1854 年在布隆开始用 34 个豌豆株系进行了一系列的杂交实验，发现了“分离定律”和“自由组合定律”，并于 1865 年在布隆自然历史学会上宣读了含有两个遗传定律的《植物杂交实验》的论文。在文中孟德尔首次使用“遗传因子”一词，并认为植物的性状是由体细胞中的成对遗传因子控制的。

二、萨顿和博韦里建立“遗传因子位于染色体上”的假说

1902 年，美国细胞学家萨顿和德国实验胚胎学家博韦里在各自的研究中发现了减数分裂过程中的染色体行为与孟德尔的遗传因子传递过程存在平行等现象(表 17-1)，提出“遗传因子位于染色体上”的假说。这一学说后来被摩尔根予以了证实。

表 17-1　遗传因子与染色体行为的平行关系

	遗传因子学说	减数分裂
体细胞中	控制某一性状的基因成对存在，相互独立	同源染色体成对存在，相互独立
形成配子时	成对的基因相互分离，非等位基因之间存在自由组合，结果每个配子中只存在成对基因中的一个	同源染色体相互分离，非同源染色体之间自由组合，结果每个配子只有成对同源染色体中的一条

三、约翰逊的基因

1909年丹麦遗传学家约翰逊将孟德尔的遗传因子更名为基因，不过当时只是代表生物体某个性状的一个抽象符号而已。

四、摩尔根创立的"三位一体"的基因假说

萨顿和博韦里的假说被摩尔根等人于1925年通过用白眼果蝇与红眼果蝇杂交实验所证实，并利用果蝇灰身与黑身、长翅与残翅两对相对性状的遗传实验发现了基因的连锁与交换定律，创立了"三位一体"的基因假说：①基因是遗传物质的结构单位和重组单位，遗传物质以基因为最小单位进行重组，一个基因不能通过交换而被分割成两个部分。②基因是控制性状的功能单位，能产生相应的表型。③基因是突变单位，一个基因可以通过突变形成另一个等位基因。④基因位于染色体上，呈线形排列。这种"功能、交换、突变"三位一体的基因假说就是经典遗传学的基因概念。

五、比德尔提出一个基因一种酶的假说

1941年美国遗传学家比德尔和生物化学家泰特姆以脉胞菌为实验材料，通过营养缺陷型的研究，提出一个基因一种酶的假说。

六、艾弗里证实了基因位于DNA上

1944年Avery等证实遗传物质是DNA而不是蛋白质，基因位于DNA分子上。

七、本泽尔证实了基因是一个功能单位而不是结构上的最小单位

1955年，美国分子生物学家本泽尔通过大肠杆菌*E. coli*噬菌体T_4rⅡ区的互补和重组实验，证明基因是可分的。T_4噬菌体可迅速裂解大肠杆菌，本泽尔发现裂解时必须同时存在由T_4噬菌体DNA上rII区编码的两种多肽。如图17-1所示，野生型的噬菌体能迅速裂解大肠杆菌，噬菌体突变型1～6的每一种单独侵染都不能裂解大肠杆菌；而让噬菌体突变型2和3、或2和4、或2和5、或2和6两两组合侵染也能裂解大肠杆菌，但让噬菌体的其他突变型两两组合共同侵染就不能裂解大肠杆菌。由此可见，噬菌体DNA上的rII区存在两个功能独立的片段，分别能编码一种多肽，本泽尔将这种能编码一种多肽的所需要的最短的DNA片段称为一个顺反子，即一个顺反子就是一个基因。他还发现，在rII区上存在的两个片段(即A、B顺反子)有1000多个突变型，可见A或B顺反子上存在多个突变位点。本泽尔将基因中发生突变后能产生表型效应的遗传物质的最小单位称为突变子。因此，突变子可以是一个或几个脱氧核苷酸。当用A(或B)顺反子上具有不同位点突变型的两种噬菌体(图17-2)组合侵染大肠杆菌时，子代噬菌体会出现新表型的个体，本泽尔将顺反子中的能通过交换重组改变表型的最小单位称为重组子。重组子可以是一个DNA的短片段，甚至是一个突变子，但一个重组子在结构上不能通过交换而被分开。所以，一个基因不是一个突变单位，也不是一个重组单位。显然，基因仅是一个功能单位，基因内部的一个或若干个脱氧核苷酸对才是重组单位或突变单位。基因的这一概念冲破了传统的美国遗传学家摩尔根等人提出的"功能、交换、突变"三位一体的基因概念，纠正了长期以来认为基因是不能再分的最小单位的错误看法，使人们对基因的认识有了显著的提高。

八、雅各布建立基因表达调控的操纵子作用模型

1961年，法国遗传学家雅各布和莫诺提出大肠杆菌乳糖操纵子的作用模型(详见本章第四节中的"原核生物的基因表达调控")，说明了基因不仅在结构上可分，在功能上也分为负责编码蛋白质的基因和负责调节其他基因功能的基因。基因不仅能单独地起作用，而且在各个基因之间还有一个相互制约、反馈调节的网络。每个基因都在这个系统中发挥各自的功能；基因可以有其自身的产物，基因也可以没有产物。1969年，夏皮罗等从大肠杆菌中分离到乳糖操纵子，并使它在离体条件下转录，证实了基因可以离开染色体独立发挥作用。

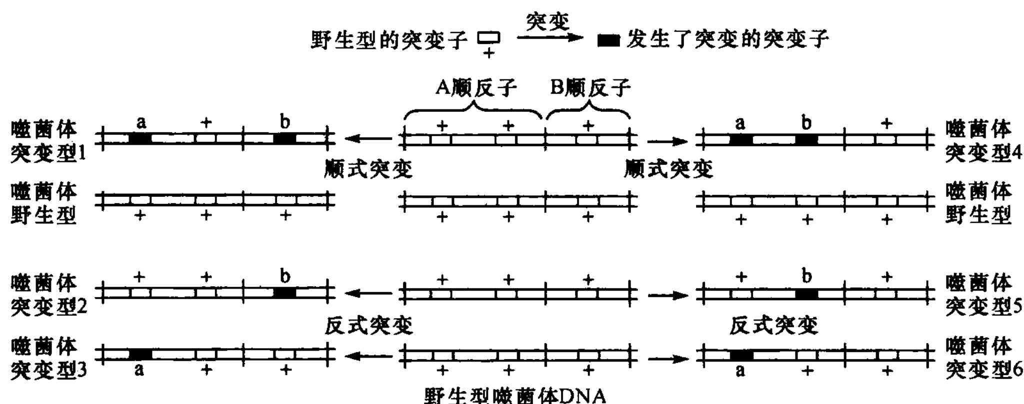


图 17-1　两个突变子的顺式突变和反式突变

顺式突变：两个突变子的突变发生在同一 DNA 上，表示为$\frac{a\quad b}{+\quad +}$

反式突变：两个突变子的突变各发生在两个相同的 DNA 上，表示为$\frac{+\quad b}{a\quad +}$

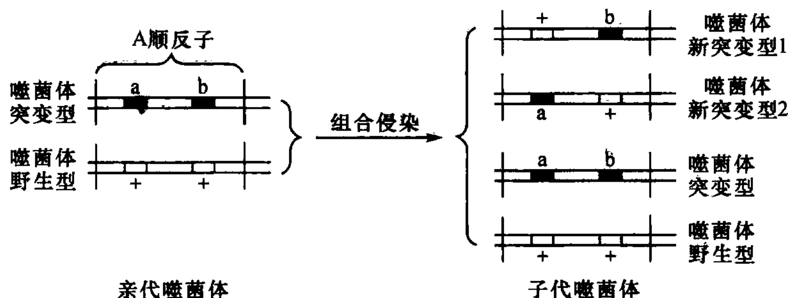


图 17-2　相同顺反子之间的 DNA 序列重组

九、超基因、假基因和拟基因的发现

真核细胞中很少有操纵子，结构基因一般都是单独接受调控的，但也存在作用于一种性状或作用于一系列相关性状的几个紧密连锁在同一条染色体上的一组基因，称为超基因或基因簇。超基因中的不同基因之间没有调控的关系。

一个祖先基因经过重复而形成许多基因聚集成簇，这种超基因又称为简单多基因家族。这种超基因可以是由基因重复而产生的两个相邻的相同基因，也可以是由许多个甚至上百个相同的基因首尾衔接的串联排列而构成，如 rRNA 基因和组蛋白基因。

一个祖先基因经过变异而产生的一组基因，组成了一个复杂多基因家族。复杂基因家族中的各个成员可以聚集成簇，也可以分散在不同的染色体上，或两种情况兼而有之。结构基因家族中各个成员的结构通常是十分相似的，因此具有相似的甚至是完全相同的功能。如位于人类第 16 号染色体上的血红蛋白基因家族，在个体发育的不同时期，基因簇中的不同基因进行选择性的表达，产生结构可能仅有几个氨基酸差异的血红蛋白。

现在，人们还发现有些基因家族中含有假基因和拟基因。1977 年在爪蟾中发现了假基因，它们也具有与功能基因相似的序列，但由于有许多突变以致失去了功能，所以假基因是没有功能的基因。假基因的来源一般认为是由 mRNA 逆转录成 cDNA，然后整合在基因组中，常位于功能基因之间。有一些基因与别的某些正常基因相似，但测定它们的碱基时发现有错误，使转录成的 mRNA 上本来没有终止密码的地方出现了终止密码而不能翻译，因而使它不可能包含有用的生物信息，这类基因被称为拟基因，它们代表在进化中由于 DNA 序列获得错误的突变，导致生物信息混乱，以至于不能指导蛋白质合成；因此，拟基因是正常基

因的突变版本，是基因进化的遗迹。

十、现代基因的概念及特点

现代遗传学认为，基因是DNA分子(RNA病毒是RNA)上具有遗传效应的片段和功能单位。所以说，基因就是编码一个蛋白质，或转录一个具有生物学功能的RNA，或调节其他基因表达所需要全部信息的最短的核酸分子片段；DNA分子就是以基因为功能单位决定生物性状的。基因的特点具体表现在以下七个方面。

1. 基因呈双螺旋结构并随DNA的复制而复制　细胞生物的每一个基因大约有500～6000个脱氧核苷酸对，基因是DNA分子上具有遗传效应的片段，因此伴随DNA分子的复制而复制。如果是单链RNA或单链DNA病毒，则基因是单链的。

2. 基因间一般不重叠　一个DNA分子上的相邻两个基因之间存在不编码区域，相邻基因间一般不重叠，即没有共同的碱基对。但于1977年Sanger发现有一种噬菌体的DNA分子上存在重叠基因。如图17-3所示，一个DNA分子上的两个相邻基因之间存在共同的碱基序列，但不具有共同的密码子阅读框。图17-4所示，重叠基因的重叠方式有多种：有的只重叠一个碱基对；有的像基因1与基因3重叠多对碱基；有的如基因2完全位于基因3之中；又有的如E序列在基因3中是内含子，但在基因5中却是外显子。基因1、2、3、4以A链为模板链，而基因5以B链为模板链。并发现重叠基因的密码子阅读框有不相同的，也有相同的。重叠基因在转录时，各个基因独立进行表达和互不影响。

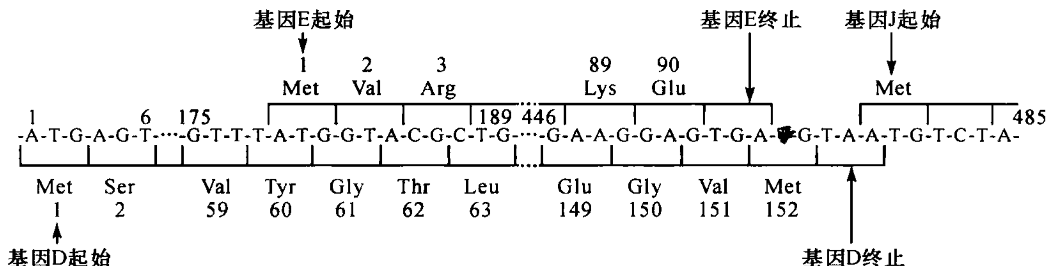


图17-3　ΦX174 DNA中D基因和E基因的开始和结尾

(核苷酸顺序的编码从D基因的起始密码子算起。E基因从第179号核苷酸开始，其阅读框跟D基因岔开。E基因包含在D基因之内，其编码的蛋白质的大小约为D基因的60%。D基因与J基因首尾重叠，D基因的终止点，也就是J基因即将开始之处)

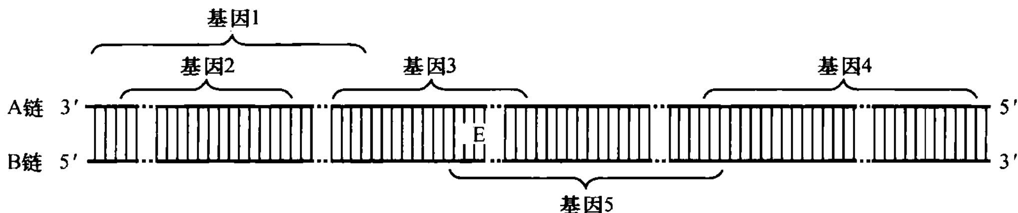


图17-4　基因重叠类型模式图

重叠基因是否是自然界的普遍现象？现在不仅在某些病毒基因组中发现，也曾发现于高等生物以及人的基因组中。

3. 真核基因的主要载体是染色体　核基因在染色体上呈线形排列，质基因的载体是线粒体或质体；原核细胞的基因和病毒基因几乎是核酸分子游离存在的。在真核细胞分裂过程中，基因随染色体有规律地进入子细胞中。

4. 基因是可移动的　无论是原核细胞还是真核细胞，基因并不全是固定在DNA分子的一个位置上，有极少数的基因是可以移动的，这类基因称为可动基因，也可称为转座元件或转座(因)子。转座不同于染色体易位(见第十九章的“染色体结构变异”)，转座是在转座酶的作用下，转座因子或是直接从原来位置上切离下来，然后插入与自己相同的DNA分子的另一个部位，甚至还可以插入到另一个DNA分子中；或是某一个DNA的序列转录并加工成mRNA，mRNA逆转录产生的cDNA(不含有内含子)再插入另一DNA

分子中，这样，在原来位置上仍然保留转座因子，而其拷贝则插入新的位置，也就是使转座因子在基因组中的拷贝数增加一份。转座子的转移和插入都需要转座酶的作用，而每一转座子都带有编码转座酶的基因，同时又包含了不编码蛋白质的 DNA 序列。

5. 基因是一个功能单位，但不是结构单位　一个基因是编码一条有功能的多肽链，或转录一个有生物学活性的 RNA 分子，或能调控其他基因表达的所必需的一段完整的 DNA 序列。除了编码区外，大多数基因尤其是真核生物的基因都包含非编码的间插序列（如内含子）和转录调控序列（如启动子、终止子等），即一个基因通常包括启动子、RNA 编码区和终止区。但基因不是结构上的整体，而是可分的，一个基因含有多个重组单位和多个突变单位。基因内部可以重组，最小的重组单位是重组子；基因可以突变，最小的突变单位是突变子。

6. 隔裂基因和连续基因　真核细胞的基因内部都含有多个内含子，这种基因称为隔裂基因；而原核细胞和病毒的基因内一般不具有内含子，称为连续基因。但 1997 年 8 月公布的幽门螺杆菌（Hp）基因组全序列中，内含子序列占基因组全长的 6%。详见下一节“基因的结构”。

7. 基因转录的 mRNA 具有相同的起始密码和终止密码　基因对应的 mRNA 起始密码子是 AUG，少数原核生物的起始密码同时还有 GUG；而终止密码子是 UAA、UAG 和 UGA。

第三节　基因的结构

一、原核细胞的基因结构

原核细胞的基因是由成百上千个核苷酸对组成的。组成基因的核苷酸序列可以分为不同的区段。在基因表达的过程中，不同区段所起的作用并不相同。有的区段能够转录为相应的 RNA，甚至指导蛋白质的合成，这样的区段叫做编码区（图 17-5），又称结构基因。有的区段不能转录为 RNA，更不能编码蛋白质，这样的区段叫做非编码区，如启动子和操纵基因等。

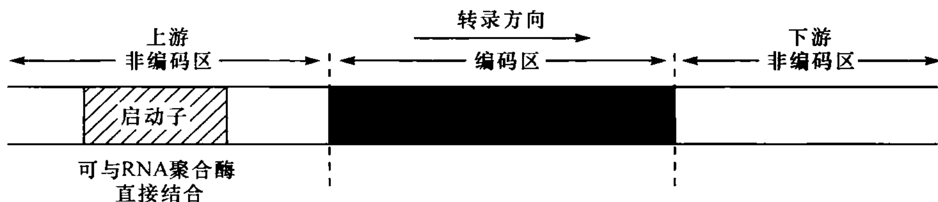


图 17-5　一个典型的原核细胞基因结构示意图

非编码区是由编码区上游（图 17-5，编码区转录起始端以外）和编码区下游（转录终止端以外）的 DNA 序列组成的。在非编码区的调控序列中，最重要的是位于编码区上游的 RNA 聚合酶结合位点，即启动子或称启动基因。因此，非编码区的启动子和操纵基因等调控元件对编码区的转录有直接的调控作用。

其实，原核基因一般是多个成簇排列的，在基因簇里的全部结构基因受一个启动子调控。因此，基因簇里的各个结构基因要么一起表达，要么都不表达，而且转录生成单一的 mRNA 分子，然后再分别翻译成几个不同的多肽分子。真核基因多半单独存在，各有自己的启动子。具体见本章的第四节“基因表达调控”。

二、真核细胞的基因结构

真核细胞的基因也是由编码区和非编码区两部分组成的（图 17-6）。与原核细胞比较，真核基因结构的主要特点是：①结构基因的编码区是间隔的、不连续的。也就是说，能够编码蛋白质的序列被不能够编码蛋白质的序列分隔开来，成为一种断裂的形式。其中，能够编码蛋白质的序列叫做外显子，并且在编码区的两端一定有外显子；不能够编码蛋白质的序列叫做内含子。当然、编码 rRNA 和 tRNA 基因也存在外显子和内含子之别，内含子转录的 RNA 序列会被切除，不会存在于成熟的有活性的 RNA 分子中。②启动子往往含有不止一个可被不同转录因子识别并结合的 DNA 序列，即称为调控序列或受体序列。

内含子的功能究竟是什么，目前还没有统一的认识，但可能有以下方面的作用：①有的内含子对基因的

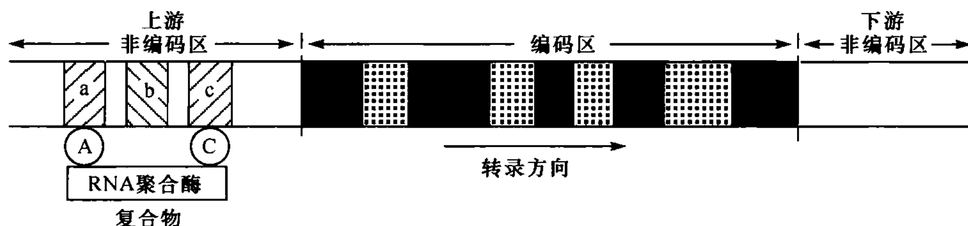


图 17-6 一个典型的真核细胞基因结构示意图
a、b、c 为三个调控序列，共同组成一个启动子
A、C 为两种转录因子 外显子 内含子

转录可能具有某种调控作用，如有些增强子就位于某些内含子中。②内含子的存在有利于不同基因的外显子之间的重组。③内含子把编码同一种功能蛋白质的外显子连锁在一起。④有的内含子对应的 RNA 序列具有核酸酶和 RNA 连接酶的双重作用，自身完成 RNA 前体的切割和拼接，形成各种有活性的 RNA 分子。⑤基因由于其中的内含子突变的积累有可能会演化成新的基因。从进化观点看，外显子的保守程度远高于内含子，内含子序列是多变的，这是因为内含子序列最终不出现在 mRNA 序列中，可以不受到自然选择的压力。

在真核细胞中，不同种类的蛋白质基因所含的外显子和内含子的数目是不同的，长度也有差异。例如，人的血红蛋白中，有一种蛋白质叫做 β-珠蛋白，它的基因有 1700 个碱基对，其中有 3 个外显子和 2 个内含子，能够编码 146 个氨基酸。人的一种凝血因子的基因，在它的 186000 个碱基对中，有 26 个外显子和 25 个内含子，能够编码 2552 个氨基酸。

一般来说，在真核细胞中，每一个能够编码蛋白质的基因都含有若干个外显子和内含子，并由自己独立的启动子调控。

第四节 基因的表达调控

一、基因表达调控的概述

（一）基因表达调控的概念

基因表达是指基因通过转录和翻译而产生其蛋白质产物，或转录后直接产生其 RNA 产物，如 tRNA 和 rRNA 等的过程；对这个过程任何环节的调节即为基因表达调控。基因调控是现代分子生物学研究的中心课题之一。因为要了解动植物生长发育规律、形态结构特征及生物学功能，就必须搞清楚基因表达调控的时间和空间概念，掌握了基因调控机制，就等于掌握了一把揭示生物学奥秘的钥匙。

（二）基因表达的方式

调控是通过各种元件来实现的，并可分为顺式调控和反式调控，以及正调控和负调控等方式。基因表达受到与该基因连锁的某个 DNA 序列的调控，称为顺式作用。顺式作用元件指与靶基因连锁的起调控作用的 DNA 序列，如启动子和终止子，通常不直接编码蛋白质，位于基因的旁侧序列或内含子中。一个基因编码的产物（蛋白质或 RNA）调控另一个基因的表达，这种作用称为反式作用，这个有调控作用的产物就称为反式作用因子，如 RNA 聚合酶。编码反式作用因子的基因与靶基因多半不连锁。

（三）不同水平上的基因表达调控

基因表达调控主要表现在以下几个水平上的调控：①染色体和 DNA 水平上的调控。②转录水平上的调控，这是基因表达调控的最主要方式。③RNA 加工、成熟水平上的调控。④翻译水平上的调控。⑤蛋白质加工水平上的调控。

（四）原核和真核细胞基因表达调控的特点

基因表达调控的指挥系统有很多种，不同生物使用不同的信号来指挥基因调控。原核生物基因表达调控与真核生物有很大差异。

原核生物的每个细胞都和外界环境直接接触，营养状况、环境因素对基因表达起着十分重要的作用。环境条件主要通过调控转录，以开启或关闭某些基因的表达，改变它们的代谢方式来适应环境条件的变化（主要是营养水平的变化）。

真核生物尤其是高等真核生物体，激素水平、发育阶段、空间位置等都是基因表达调控的主要手段，营养和环境因素的影响则为次要因素。在特定时间和特定的细胞中激活特定的基因，从而实现"预定"的、有序的、不可逆的分化和个体发育过程，并使生物的组织和器官在一定的环境条件范围内保持正常的生理功能。

（五）几个调控元件的概念

基因表达有多种调控元件，启动子是原核基因和真核基因共同的调控元件，此外还有终止子、增强子和弱化子、转录因子等。

1. 启动子和终止子　启动子又称启动基因，是位于结构基因转录起点的上游、负责启动结构基因转录的 DNA 序列。位于转录结束位置上的 DNA 序列则称为终止子。真核细胞有三种 RNA 聚合酶，每一种都有自己的启动子类型：RNA 聚合酶 I 只转录 rRNA，只有一种启动子类型；RNA 聚合酶 II 负责 mRNA 和部分snRNA的转录，其启动子结构最为复杂和多样；RNA 聚合酶 III 负责转录 tRNA、5Sr RNA 和部分 snRNA，它们的启动子都位于转录起始点下游 50bp 之后，称为内部启动子。RNA 聚合酶 II 的启动子往往有不止一个的调控序列，必须有相应的转录因子结合到对应的调控序列上，然后这些转录因子才能与 RNA 聚合酶形成复合物并启动结构基因的转录(图 17-6)。启动子中的每一个调控序列都是短的保守序列。原核细胞的启动子能直接被 RNA 聚合酶本身识别并启动结构基因的转录(图 17-5)。

2. 转录因子　转录因子又称激活蛋白，是真核细胞中由基因编码的一类蛋白质，是起正调控作用的反式作用因子，是真核细胞转录起始过程中 RNA 聚合酶所必需的辅助因子。真核生物基因在无转录因子时处于不表达状态，因为真核细胞的 RNA 聚合酶自身几乎无法识别启动子，只有转录因子结合在其识别的启动子上，RNA 聚合酶才能与转录因子相互作用形成起始复合物，由此复合物才能启动结构基因的转录。

基因转录有正调控和负调控之分，当转录因子结合在 DNA 上时，启动正调控而关闭负调控，这时相关基因开始转录；当转录因子没有结合在 DNA 上时，关闭正调控而启动负调控，这时相关基因不转录。如细菌基因的负调控机制是当一种阻遏蛋白结合在受调控基因上游的启动子上而转录因子不能结合上去，基因不转录；而从靶基因上去除阻遏蛋白后转录因子结合上去，RNA 聚合酶就能识别受调控基因的启动子，使基因得以表达，这是正调控。这种阻遏蛋白属于反式作用因子。相反，如果转录因子抑制基因正常表达，这一过程属于负调控。

3. 增强子和弱化子　1981 年 Benerji 在 SV40 病毒的 DNA 中首次发现了增强子，它含有 140bp。增强子指增加同它连锁的基因转录频率的 DNA 序列，它能通过启动子来提高转录的频率。有效的增强子可能位于基因的上游，也有可能是下游，还有可能位于基因的内含子中。增强子的效应很明显，一般能使基因转录频率增加 10～200 倍甚至上千倍。

弱化子也是 DNA 中的一段序列，普遍存在于原核细胞中。它与靶基因相连锁，其作用效应与增强子相反，能大大提高基因转录抑制物的抑制效应。如图 17-7 所示，大肠杆菌具有色氨酸操纵子，其中的弱化子(有 28bp)能使培养基中微量的色氨酸就能有效地抑制结构基因的转录；如果弱化子缺失，色氨酸的浓度必须较高才有抑制结构基因转录的作用。

调控元件还有绝缘子、沉默子、应答元件等。

二、原核生物的基因表达调控

原核生物的基因表达调控主要发生在转录水平上。在转录调控中，操纵子模型是细菌基因表达调控的常见方式，操纵子是进行基因表达调控的一个功能单位。操纵基因与由它操纵的几个结构基因连锁在一起，几个结构基因由同一个启动子启动并转录成一个 mRNA 分子，然后翻译成几种蛋白质，这样的结构称为一个操纵子。1 个操纵子由 1 个启动基因、1 个操纵基因和若干个结构基因共同组成。前两者构成了操纵子的控制区，也是非编码区；结构基因构成了编码区。操纵子受调节基因控制。

调节基因通常位于被调控的基因上游，能编码出 RNA 甚至是蛋白质的调控物。调控物与 DNA 特定部位结合，以正调控或负调控的方式对相关基因的表达进行调控。乳糖操纵子上游的调节基因编码的调控物是阻遏蛋白，以调节操纵基因的活动。

现以乳糖操纵子和色氨酸操纵子为例，对操纵子模型予以简要说明。

（一）乳糖操纵子

法国巴斯德研究所著名的科学家 Jacob 和 Monod 在 20 世纪 50 年代末和 60 年代初发现，若培养基中只加葡萄糖，大肠杆菌不能合成 β-半乳糖苷酶；在经多次实验后，发现大肠杆菌在没有乳糖的环境中不产生编码半乳糖苷酶的 mRNA，因而不能合成 β-半乳糖苷酶，这一调节机制发生在转录这一环节，即乳糖诱导使产生半乳糖苷酶的基因启动（开放），转录 mRNA。在实验的基础上，1961 年 Jacob 和 Monod 建立了乳糖操纵子学说，经十余年多位科学家的补充、完善，它已经成为原核生物基因调控的主要学说之一。

1. 大肠杆菌乳糖操纵子　调节乳糖催化酶产生的操纵子称为乳糖操纵子（图 17-7），包括 3 类基因。

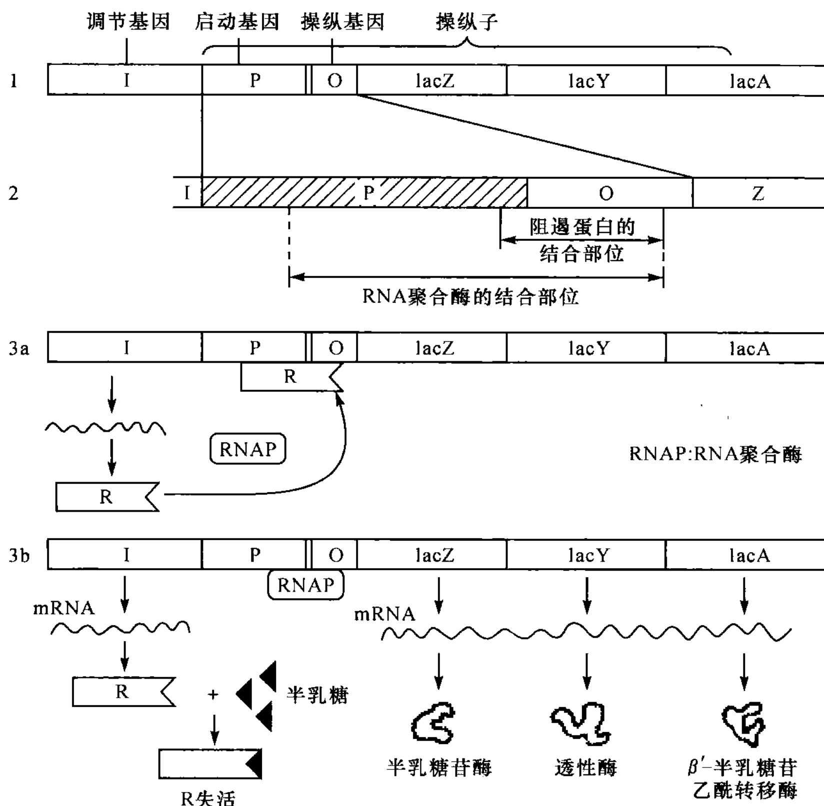


图 17-7　大肠杆菌乳糖操纵子

1. 基因排列：I 为调节基因；O 为操纵基因；P 为启动基因；Z、Y、A 为 3 个结构基因；2. 启动基因和操纵基因的放大图。注意两者有一部分（核苷酸顺序）是重叠的，可能因此阻遏蛋白结合上去后，RNA 聚合酶就不能结合上去了；3a. 在培养液中无乳糖时，阻遏蛋白 R 与操纵基因 O 结合，RNA 聚合酶（RNAP）不发生作用，转录被抑制。3b. 在培养液中有乳糖时，乳糖转变为别乳糖而与 R 结合，使 R 失活，RNA 聚合酶与操纵子结合，结构基因 Z、Y、A 转录 mRNA

（1）结构基因　结构基因是一类编码蛋白质或酶或各类 RNA 的基因，所编码的产物与生物性状的发育和表型直接相关。乳糖操纵子包含 3 个彼此连锁的结构基因：lacZ、lacY、lacA，而且在一起转录形成一个多顺反子的 mRNA，再翻译成 3 种酶：lacZ 编码 β-半乳糖苷酶，lacY 编码 β-半乳糖苷透性酶，lacA 编码 β-半乳糖苷乙酰转移酶。

（2）操纵基因　仅有 26bp 的 DNA 小片段，不编码任何产物，它是调节基因编码的调控物的结合部位，决定了 RNA 聚合酶（RNAP）是否能够与启动子接触，以控制结构基因的转录。

（3）启动基因　又称启动子，位于操纵基因附近，它能被 RNA 聚合酶识别并接触，开始结构基因的转录，同时调控几个结构基因的活动。

2.乳糖操纵子的调控机制

(1)抑制作用 调节基因转录出mRNA,翻译出阻遏蛋白,因缺少乳糖,阻遏蛋白因其构象能够识别操纵基因(O)并结合到操纵基因上,因此RNA聚合酶不能与启动基因结合,结构基因也被抑制,结果结构基因不能转录出mRNA,不能翻译出酶蛋白。

(2)诱导作用 乳糖存在情况下,乳糖转变为同分异构体——别乳糖,别乳糖能和调节基因产生的阻遏蛋白结合,使阻遏蛋白改变构象,不能再和操纵基因结合,失去阻遏作用,结果RNA聚合酶便与启动基因结合,并使结构基因活化,转录出mRNA,翻译出酶蛋白。

(3)负反馈 细胞质中有了β-半乳糖苷酶后,便催化分解乳糖为半乳糖和葡萄糖。乳糖被分解后,又造成了阻遏蛋白与操纵基因结合,使结构基因关闭。

(二)色氨酸操纵子

色氨酸操纵子负责调控色氨酸的生物合成,它的激活与否完全根据培养基中有无色氨酸而定。当培养基中有足够的色氨酸时,该操纵子自动关闭;缺乏色氨酸时,操纵子被打开。色氨酸在这里不是起诱导作用而是阻遏,因而被称作辅阻遏分子,意指能帮助阻遏蛋白发生作用。色氨酸操纵子(trp操纵子)恰好和乳糖操纵子相反。如图17-8所示。

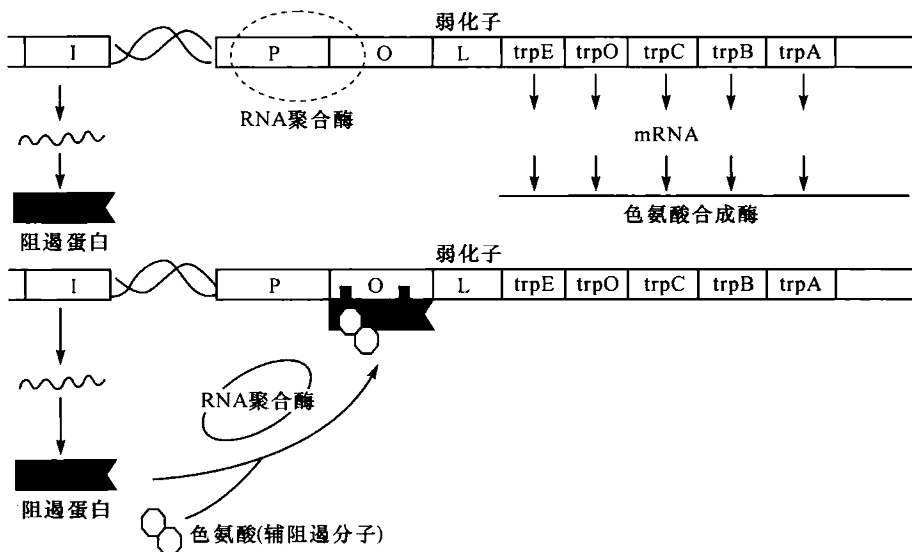


图17-8 色氨酸操纵子(英文字母的注字同图17-7)
上:无色氨酸时 下:有色氨酸时

三、真核生物基因表达调控

(一)真核生物基因表达调控的概述

1.可逆调控和不可逆调控 真核生物中尚未发现操纵子。真核生物基因表达调控据其性质可分为两大类:第一类是瞬时调控或叫可逆性调控,相当于原核生物对环境条件变化所做出的反应。瞬时调控包括某种代谢底物浓度或激素水平升降时及细胞周期不同阶段中酶活性和浓度的调节。第二类是发育调控或称不可逆调控,这是真核生物基因表达调控的精髓,因为它决定了真核细胞分化、生长和发育的全过程。

2.真核生物基因表达调控的特点 真核生物基因表达调控的特点虽然有许多方面与原核细胞的相同:如都有转录水平的调控和转录后的调控,并以转录水平的调控为最重要;结构基因的上游和下游(甚至内部)都存在着许多特异性的调控片段,并依靠特异蛋白因子是否与这些调控片段的结合来调控着结构基因是否转录。但真核细胞的基因调控也存在一些特点,主要表现为以下5个方面:①一个结构基因的启动子往往有不止一个的调控序列,必须有相应的转录因子结合到对应的调控序列上,然后才能与RNA聚合酶形成复合物并启动结构基因的转录;并且一条成熟的mRNA链一般只能翻译出一条多肽链。②DNA与组

蛋白及大量非组蛋白相结合,只有小部分 DNA 是裸露的,因此染色质螺旋化程度影响着基因的选择性表达。③高等真核细胞内许多 DNA 或 1 个 DNA 分子中的许多基因是不转录的,甚至有某些基因只是在某一个细胞的某特定发育时期才表达。④基因表达调控多数是正调控。⑤真核生物能够有序地根据生长发育阶段的需要进行 DNA 片段重排,并能根据需要增加细胞内某些基因的拷贝数等。

(二)染色体和 DNA 水平上的基因调控

1. 常染色质结构的变化与基因表达 在原核细胞中,因为 DNA 是裸露的,因此染色体水平上的基因调控是不存在的。真核细胞 DNA 严密的染色质结构及其在核小体上的超螺旋结构,决定了真核基因表达与 DNA 高级结构变化之间的必然联系。在真核细胞中,活跃转录是在常染色质上进行的,在基因转录之前,常染色质上对应的部位会解螺旋,变得膨大而"疏松",形成染色体泡,形成自由的 DNA 片段。这种变化可能包括核小体结构的消除或改变,DNA 本身局部结构的变化,如双螺旋的局部去超螺旋或松弛,DNA 从右旋变为左旋(Z-DNA),这些变化可导致结构基因暴露,促进了相关转录因子与启动子的调控序列结合,以便 RNA 聚合酶结合上去而启动基因转录。所以,染色体泡的出现是这里的基因进行转录的前提和标志。在果蝇幼虫发育的不同阶段,发现染色体泡的出现位置会发生变化,说明基因存在选择性表达,使细胞发生分化。

异染色质中的基因不能转录。有些兼性异染色质在某些细胞或某一细胞的特定发育时期,也会转变为常染色质,进行基因的表达,这种异染色质的常染色质化是实现基因选择性表达和细胞分化的重要途径之一。

2. 转座子的调控作用 转座子有简单转座子和复合转座子之分。简单转座子只含有与转座有关的基因和启动子序列,如果插入到某一基因中,即可引起该基因突变,或失去活性,或被激活。复合转座子既有简单转座子的作用,也能编码出与转座无关的蛋白质。细菌的抗药基因就是复合转座子基因,它们可以在核 DNA 与质粒之间转移。转座子是 20 世纪 30 年代美国遗传学家 Barbara McClintock 在研究玉米颜色时发现的,30 年后才被遗传学界认可,她因此获得了诺贝尔奖。

3. DNA 的甲基化和去甲基化调控基因表达 真核细胞的 DNA,GC 顺序中的 C(胞嘧啶)最容易甲基化(加一个$-CH_3$)。分析表明,在不转录的 DNA 中 GC 顺序有 70%以上是甲基化了,而在转录活性高的 DNA 中,GC 顺序只有 20%~30%是甲基化的。如巴尔小体 DNA 就是高度甲基化的。抑制甲基化的药品能使基因重新活化。这意味着 DNA 甲基化的作用也是一种基因调控手段。

4. 基因的丢失或扩增调控基因表达 在某些原生动物、线虫、昆虫和甲壳类动物的个体发育过程中,发现一些体细胞丢失了一些遗传物质甚至是整条染色体,这种丢失使相关的细胞不再有这些基因的表达。非洲爪蟾的卵细胞中 rDNA 的拷贝数可由体细胞的 500 多个急剧增加到 200 万个,以适应胚胎发育中对于大量核糖体的需要。这种基因的丢失或扩增都可以认为是通过改变基因数目而调节基因表达的一种方式。

激素对靶细胞的基因表达也具有重要的调控作用。

(三)转录水平上的基因调控

目前更多的科学家已经认识到,转录水平调控是大多数功能蛋白编码基因表达调控的主要方式。关于这一调控机制,现有两种假说。一种假说认为,真核基因组中存在一些基因能编码直接识别并结合在启动子的受体序列上的转录激活因子或转录抑制因子(图 17-9A)。第二种假说认为转录调控是通过各种转录因子及反式作用蛋白对特定 DNA 位点的结合与脱离引起染色质构象的变化来实现的(图 17-9B)。

Britten 和 Davidson 于 1969 年提出了真核生物单拷贝基因转录调控的模型——Britten-Davidson 模型(图 17-10)。该模型认为,在真核细胞的基因组中存在一种感应基因,它们位于能编码转录因子(又称激活蛋白)的激活基因的上游。在感应基因上有由该基因编码的感应蛋白,外来信号分子(如激素或激素—蛋白质复合物)能与这样的感应蛋白相互作用形成复合物。该复合物促进相邻的激活基因,亦称受体基因编码激活蛋白(激活因子 PA、PB)。这些激活蛋白能识别位于结构基因(SG)上游的启动子中的受体序列并作用于受体序列(RA_1、RB_2……),从而便于 RNA 聚合酶与激活蛋白相互作用形成复合物,并使结构基因转录翻译。

如果有多个结构基因各自的邻近位置上具有相同的受体序列,那么这些基因就会受某一种激活因子的控制而表达,这些基因即属于一个组;很可能同属于一个组的结构基因编码在功能上相互联系的蛋白质,比如同一个生化途径中不同的酶。如果有几个不同的受体序列与一个结构基因相邻接,它们能被不同的转录

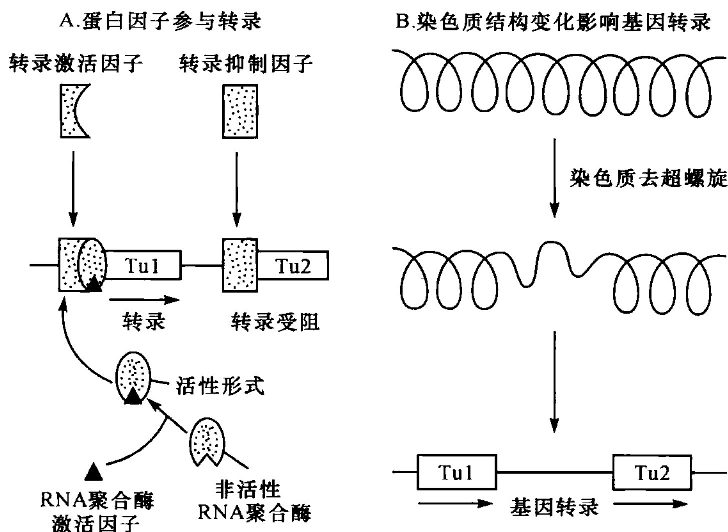


图 17-9　转录调控的两种假说

因子所激活，那么该结构基因就会在不同的情况下表达。因此，一种激活蛋白可激活多个不同基因，而一个基因又可被多种激活蛋白所激活。

虽然目前验证该模型的正确性困难很多，但真核生物基因组中等重复 DNA 序列和单拷贝 DNA 序列的排布形式，说明该模型有其合理性。

（四）RNA 剪接与加工水平的调控

真核生物基因转录在细胞核内进行，而翻译则在细胞质中进行。在转录过程中，真核基因有插入序列，结构基因被分割成不同的片段，因此转录后的调控是真核生物基因表达调控的一个重要方面，首要的是 RNA 的加工、成熟。各种基因的初转录产物 RNA，无论是 rRNA 前体、tRNA 前体还是 mRNA 前体，必须经过转录后的加工才能成为有活性的 rRNA、tRNA 和 mRNA 分子。

基因转录产物的剪接加工有组成型剪接和选择性剪接两种。一个基因的转录产物通过组成型剪接只能产生一种成熟的有活性的 RNA，其 mRNA 只能编码一种多肽。但有些真核基因的初级转录产物可通过几种不同的启动子，或者在初转录产物上选择不同的 poly(A)位点而使初转录产物具有不同的二级结构，因而影响剪接过程，最终产生不同的 mRNA 分子(图 17-11)。同一基因的转录产物由于不同的剪接方式形成不同的活性 RNA 的过程，称为选择性剪接。据此认为 RNA 的剪接可能对基因表达调控起着十分重要的作用。有研究发现，RNA 的剪接可能与细胞分化有关。

（五）翻译水平上的调控

蛋白质合成翻译阶段的基因调控有三个方面：①蛋白质合成起始速率的调控；②核糖体对 mRNA 起始密码的识别；③激素等外界因素的影响。

蛋白质合成起始反应中要涉及核糖体、mRNA、蛋白质生物合成起始因子、可溶性蛋白及 tRNA，这些结构的和谐统一才能完成蛋白质的生物合成。mRNA 则起着重要调控功能。

1. 真核生物 mRNA 的“扫描模式”与蛋白质合成的起始　真核生物蛋白合成起始时，40S 核糖体亚基及有关合成起始因子首先与 mRNA 模板近 5′端处结合，后向 3′方向移动，发现 AUG 起始密码时停下再与 60S 亚基形成 80S 起始复合物，开始翻译多肽，即“扫描模式”。最简单的“扫描模式”中，40S 起始复合物总是在碰到第一个 AUG 时即停下来，并在此处与 60S 亚基结合，而后开始翻译第一个肽链。

现在认为，能从 mRNA 的第一个 AUG 开始翻译是由 AUG 的前(向 5′方向)和后(3′方向)的序列所决定的。多种真核生物 mRNA 中 5′末端的第一个 AUG 前后序列多为 A/GNNAUGG(N 为碱基代号)，说明该序列对翻译起始最为合适。如果第一个 AUG 位于不太合适的前后序列中，一些 40S 起始复合物有可能停下来并在此处开始翻译多肽；另一些 40S 起始复合物则越过该位点，在更下游的 AUG 处开始翻译多肽。这说明真核生物的 mRNA 有一定的柔韧性，当 AUG 处于前后序列不合适的位置时，一个 mRNA 可能指导

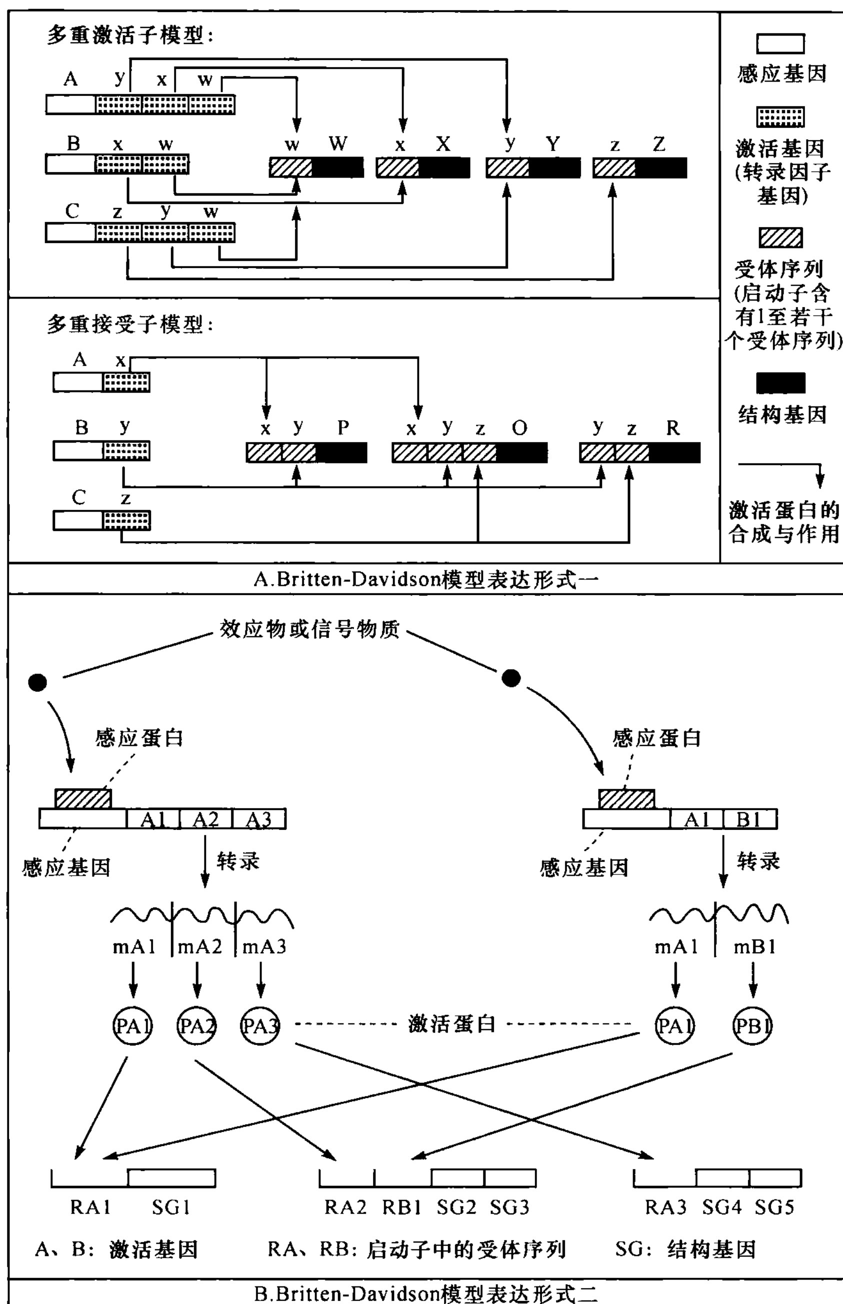


图 17-10　Britten-Davidson 真核生物基因调控模型的两种表达形式

合成两种或更多种多肽链，然而这种情况很少。正常情况下，最接近 mRNA 5′末端的 AUG 总是处于合适的前后序列之中，核糖体也总是在这一位点上起始多肽的合成，mRNA 只能指导一种多肽链的合成。

2. mRNA 5′末端的帽子与蛋白质合成的关系　真核生物 5′末端可以有 3 种不同帽子：0 型、Ⅰ型和Ⅱ型。不同生物的 mRNA 可有不同帽子，其差异在于帽子的碱基甲基化程序不同。帽子的结构与 mRNA 的蛋白质合成速率之间关系密切。帽子结构是 mRNA 前体在细胞核内的稳定因素，也是 mRNA 在细胞质内的稳定因素，没有帽子的转录产物会很快被核酸酶降解。帽子可以促进蛋白质生物合成过程中起始复合物的形成，因此提高了翻译强度。没有甲基化(m^7G)的帽子（如 GPPPN—）以及用化学或酶学方法脱去帽子

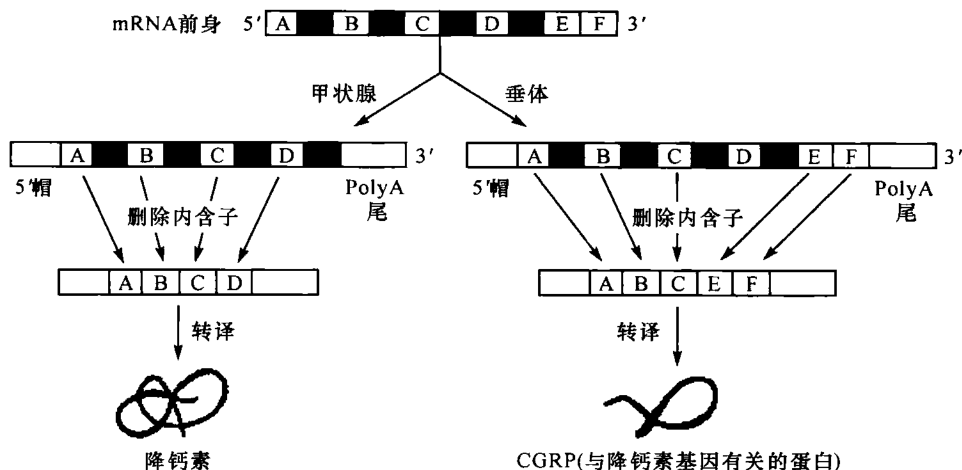


图 17-11 真核细胞中 hnRNA 加工水平上的调控

的 mRNA，其翻译活性明显下降。mRNA 的先导序列(5′-帽子到起始密码之间的核苷核序列，不编码蛋白质)可能是翻译起始调控中的识别机制。可溶性蛋白因子的修饰对翻译也起着重要的调控作用。

第五节 基因突变

一、基因突变的概念

基因突变一词是 1902 年荷兰植物家 Hugo de Vries 研究月见草的遗传时提出来的。一个基因内部个别位点的脱氧核苷酸对增添、缺失或碱基置换而造成碱基序列发生细微改变，而且这种变化可以遗传下去，称为基因突变。如果是基因内部的 1 个核苷酸对的变化引起的突变，称点突变。如果是基因内部的一整段碱基序列发生改变引起的突变，称为大片段突变。基因突变的发生和 DNA 复制、DNA 损伤修复、癌变、衰老等有关，基因突变是生物进化的重要因素之一；基因突变为遗传学研究提供突变型，为育种提供材料。所以基因突变有科学研究和生产实践的意义。

二、基因突变的类型

(一)点突变

按照基因结构改变的类型，点突变可分为碱基置换、移码突变。

1. 碱基置换突变　一对碱基的改变而造成的突变称为碱基置换突变，其中一个嘌呤为另一个嘌呤所取代，或一个嘧啶为另一个嘧啶所取代称为转换；一个嘌呤为一个嘧啶取代，或一个嘧啶为一个嘌呤所取代称为颠换。这种突变只会引起相应一个密码子的改变，这种突变可能是错义突变，也可能是无义突变或中性突变。

错义突变是大多发生在密码的第 1 或 2 位碱基上，使蛋白质在一级结构和功能上都发生了改变的基因突变。中性突变的发生有三种情况：第一种是没有改变蛋白质一级结构的基因突变，是由于遗传密码简并性原因引起的，又称为同义突变；第二种是由于内含子和重复序列突变等引起的，又称为非功能突变；第三种是虽然改变了蛋白质的结构，但没有改变功能的基因突变，又称为不改变功能的突变，如同工酶的产生，又如有些不同种类生物的细胞色素 c 的氨基酸序列是有一些差异的，但它们的生理功能却是相同的。无义突变是指一个编码氨基酸的密码，点突变后变成了一个终止密码，结果使肽链缩短而改变了生物学活性。

2. 移码突变　在 DNA 的碱基序列中一对或少数几对邻接的核苷酸的增加或减少，造成该位置后的一系列编码发生了变化，称为移码突变，如图 17-12 所示。

无论是在 DNA 碱基序列中插入一个或几个碱基，或丢失一个或几个碱基，都将打乱原来的密码子，不能按原来的密码“句读”(即原来的每三个碱基一停)阅读下去，导致转录和翻译都发生异常。

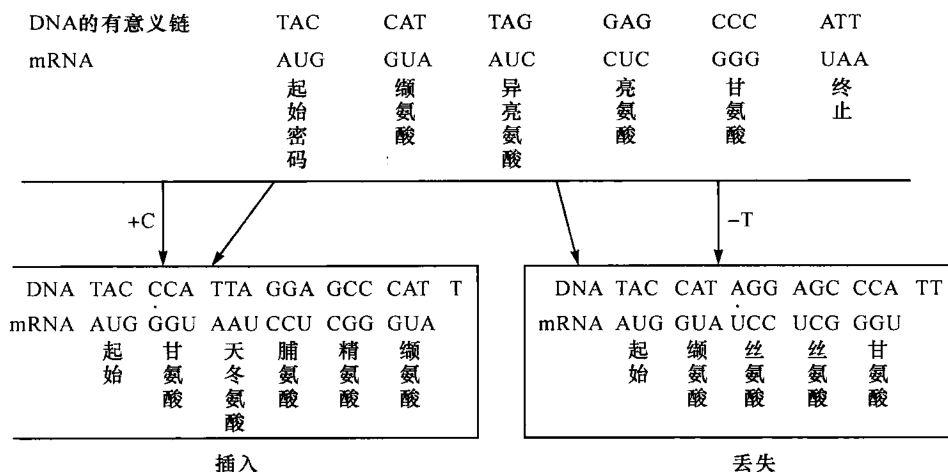
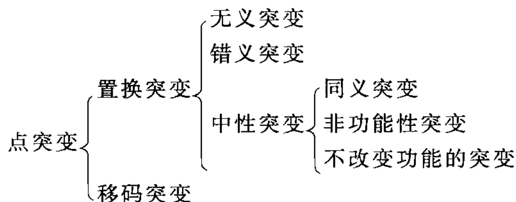


图 17-12　移码突变图解

移码突变由于能引起蛋白质分子的氨基酸序列全部改变，或形成不正常的蛋白质，将引起生物性状严重异常甚至导致生物死亡。点突变归纳如下：



（二）大片段突变

大片段突变包括缺失突变、插入突变和重组突变（图 17-13）。因为大片段突变引起基因序列的大量改变，必定对所编码的蛋白质产生严重的影响，与突变表型相关连。

三、突变的诱发因素

由 DNA 复制、DNA 损伤修复等导致的基因突变，称为自发突变；由环境等因素引起的突变称为诱发突变。引起基因突变的因子叫诱变剂。诱变剂的种类很多，简介如下：

（一）物理性诱变剂

宇宙射线可能是自然界中引起突变的主要因素，紫外线和电离辐射如 X-射线、γ-射线、中子流等均可引起基因突变或染色体畸变。这些诱变剂可以造成 DNA 链的断裂，大剂量的照射还会带来碱基结构的破坏。过高或过低温度亦可引起基因突变。

（二）化学诱变剂

化学诱变剂种类很多。如工业污染中的煤烟和汽车尾气中的苯、芘、苄等；工业试剂及工业原料中的乙烯亚胺、甲醛；食品工业中用的亚硝酸盐，食品污染中的黄曲霉素等；药物中的氮芥、磷酰胺；抗生素中的丝裂霉素 C、放线菌素 D；核酸代谢中的 5-氟尿嘧啶，5-溴尿嘧啶（5-BU）和烷化剂等均可引起基因突变。

（三）生物诱变剂

某些病毒的 DNA，或 RNA 逆转录成的 cDNA 的整个或片段能整合到寄主 DNA 中，可引起寄主基因突变。

四、点突变的发生机制

（一）化学诱变剂诱发突变的分子基础

1. 碱基类似物诱发的突变　一种化合物的分子构象很像天然化合物，故可在某个化学反应中取代天然

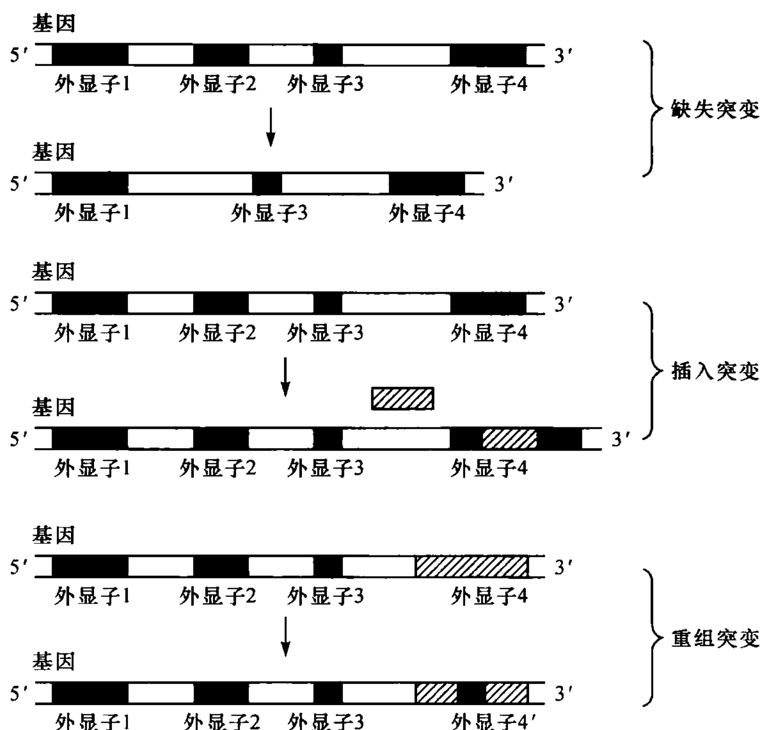


图 17-13　一个基因的三种大片段突变图解

化合物。碱基类似物就是一大类。碱基类似物在 DNA 复制过程中可引起碱基对错配。如 5-溴尿嘧啶(BU)有两种形式:酮式和醇式(图 17-14)。可见,碱基类似物诱发突变是在 DNA 复制过程中发挥作用的。

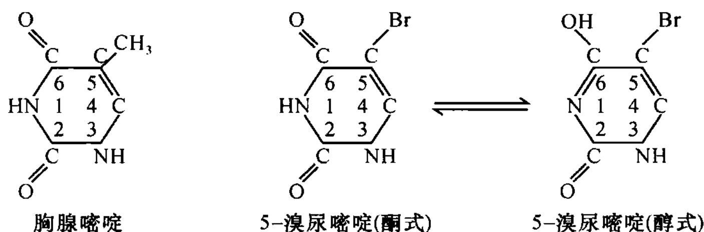


图 17-14　胸腺嘧啶与 5-嗅尿嘧啶(酮式和醇式)

5-BU 酮式结构与 T(胸腺嘧啶)结构相似,在 DNA 复制过程中由 A—T 变成 A—BU。5-BU 取代了 T,而在下一次 DNA 复制过程中烯醇式 5-BU 和鸟嘌呤 G 配对(5-BU 醇式和 C 结构相似),出现 G—BU 碱基对;DNA 最后的一次复制过程中又可能使 G—C 重配出现 G—C 碱基对。此处 5-BU 因酮式和烯醇式是两种结构异构体,故在 DNA 合成过程中可能置换 T 也可能置换 C,如图 17-15 所示。

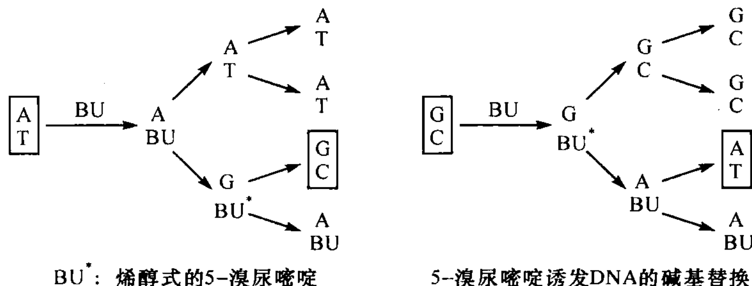


图 17-15　碱基类似物诱发的突变图解

2. 改变DNA化学结构的诱变剂　亚硝酸或烷化剂等诱变剂可以改变核酸中核苷酸化学组成，与DNA复制无关。如亚硝酸有脱氨作用，使嘌呤(A)脱氨成为次黄嘌呤(H)；使胞嘧啶(C)脱氨成为尿嘧啶(U)；使鸟嘌呤(G)变成黄嘌呤(I)。脱氨后生成的次黄嘌呤与胞嘧啶配对，脱氨后生成的尿嘧啶与腺嘌呤配对。在下一次DNA复制时，胞嘧啶(C)又按常规与鸟嘌呤(G)配对，腺嘌呤(A)与胸腺嘧啶配对。结果由原来的A—T转换为G—C，由原来的G—C转换为A—T，导致DNA分子核苷酸次序发生变化。

由这些反应式可看到亚硝酸氧化脱氨使腺嘌呤A成为次黄嘌呤H，这种改变与DNA复制无关，但脱氨后生成的次黄嘌呤与胞嘧啶配对，使A—T转换成G—C。

亚硝酸使胞嘧啶C脱去氨后生成尿嘧啶U，这种改变也与DNA复制无关。而脱氨后生成的U与鸟嘌呤G配对，最后使G—C或A—T(图17-16)。

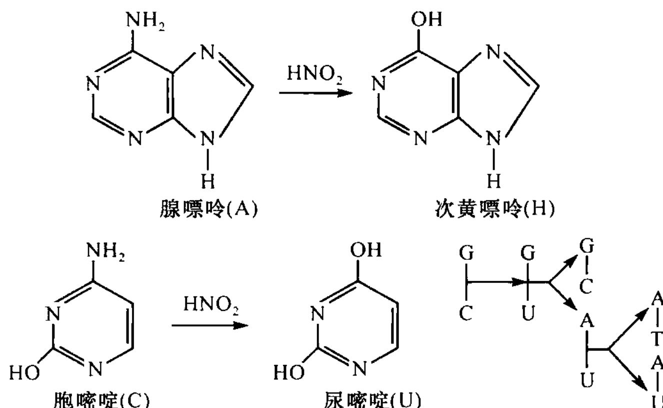


图17-16　诱变剂诱发突变图解

3. 结合到DNA分子上的化合物　吖啶类属于这类化学诱变剂。吖啶类化合物的分子构型扁平，能插入到DNA相邻碱基之间使它们分开，导致碱基对的增加引起移码突变。吖啶类诱发的突变重要特征是，用吖啶类化合物所诱发的突变型能用吖啶类使之回复，但不能用碱基类似物回复。这一过程与DNA复制无关。

(二)物理因素引起突变的机制

物理因素中紫外线是常见且常用的诱变剂。其作用机制是当它照射到DNA分子上时，使邻近碱基形成二聚体(主要是胸腺嘧啶二聚TT)。二聚体的形成使DNA双链呈现不正常构型，从而带来致死的效应或导致基因突变，其中包括多种类型的碱基置换。这一过程与DNA复制无关。

(三)其他因素引起的突变机制

除上述的物理或化学诱变剂外，DNA分子中某些基因可引起另外基因的突变，这在原核生物及真核生物中均已发现，但机制还不清楚。

此外，DNA聚合酶在聚合核苷酸时发生错误，以及DNA修复系统发生错误，都将造成突变。

五、基因突变的特性

(一)随机性

Morgan在饲养的许多红色复眼果蝇中偶然发现了一只白色复眼果蝇。这一事实说明基因突变在发生的时间上，在发生该突变的个体上，在发生突变的基因上都是随机的。

(二)突变的多方向性和复等位基因

一个基因可以向不同的方向发生突变，即可以突变为一个以上的等位基因(即位于同源染色体上的相同座位上控制相对性状的基因)，如基因A可以突变为a_1或a_2或a_3……，因而在该座位上个体的基因型可以是AA或Aa_1或Aa_2或Aa_3……多种组合。染色体同一座位上有两种以上的基因存在即复等位基因。

（三）稀有性

在果蝇红眼基因突变为白眼基因时，不是发现若干只白色复眼果蝇而是只发现一只，这说明突变是极为稀有的，也就是说野生型基因以极低的突变频率发生突变。大肠杆菌对链霉素的抗性突变率为 4×10^{-10}，玉米紫色籽粒突变率为 1×10^{-5}；人亨廷顿舞蹈病突变率为 1×10^{-6}，血友病突变率为 3×10^{-5} 等。

（四）可逆性

野生型基因经过突变成为突变型基因的过程称为正向突变。正向突变的稀有性说明野生型基因是一个比较稳定的结构。突变基因又可以通过突变而成为野生型基因，这一过程叫回复突变。

（五）有害性

由于生存在某一环境的生物是能适应环境的。如果因为基因突变而改变了生物个体的原有性状，就有可能因为不能适应原有环境而生存受到威胁。如玉米白化苗的出现就是基因突变有害性的一个例子。

（六）基因突变发生在不同类型的细胞有不同的生物学意义

基因突变可以发生在生殖细胞中，这样的突变可以遗传给下一代；也可以发生在体细胞中，即体细胞突变，这种突变可以引起当代生物的形态或生理上的变化，如某些癌症的发生等，一般不遗传给下一代。

第六节　人类基因组计划

一、什么是人类基因组计划

基因组即为核基因组，就是一个个体正常生命活动所需要的最少基因的总和。人类的一个基因组由22条常染色体和X及Y性染色体上的全部基因组成的；而具有24条染色体的二倍体水稻，其一个基因组则是由12条染色体上的全部基因组成的。对人类基因组的研究在20世纪70年代已具有一定的雏形，80年代在许多国家已形成一定规模，并在下列几个事件的影响下形成了投资额最大，最具影响力的人类基因组计划（HGP）。1984年12月，美国能源部资助召开的环境诱变物和致癌物防护的国际会议上，第一次提出测定人体基因和全部DNA序列，以便精确地计算遭原子弹轰炸后在幸存者及其子女群体中的基因突变率。1985年美国能源部正式提出开展人类基因组测序工作的提议，由此形成了能源部的“人类基因组计划”草案。经过学术界的一番争议之后，美国由能源部和国立卫生研究院合作，于1990年10月1日正式启动了人类基因组计划。英、法、德、日等国也相继提出了各自的人类基因组研究方案。1994年，我国HGP在吴旻、强伯勤、陈竺、杨焕明的倡导下启动，1999年7月在国际人类基因组注册，得到完成人类3号染色体短臂上一个约30Mb区域的测序任务，该区域约占人类整个基因组的1%。

HGP的规模在世界上是最大的，总体计划是在15年内投入至少30亿美元进行人类基因组的精确测序，发现所有人类基因并搞清其在染色体上的位置，破译人类全部遗传信息。与曼哈顿原子弹计划和阿波罗登月计划并称为三大科学计划，但其规模和意义远远超过后两者。HGP的启动标志着人类真正开始解码人类生命的奥秘。

为什么选择人类的基因组进行研究？因为人类在“进化”历程上是最高级的生物，对它的研究有助于认识并解码生命、了解生命的起源、了解生命体生长发育的规律、认识种属之间和个体之间存在差异的起因、认识疾病产生的机制以及长寿与衰老等生命现象、为疾病的诊治提供科学依据。

二、人类基因组计划的内容

HGP的主要任务是对人类DNA进行测序，包括绘制基因连锁图和物理图，以及基因组的测序；此外还有测序技术、人类基因组序列变异、功能基因组技术、比较基因组学、社会、法律、伦理研究、生物信息学和计算生物学、教育培训等。

（一）基因连锁图

又称基因遗传图，通过基因的连锁分析，以具有遗传多态性的遗传标记为“路标”，计算遗传标记（或基因）间的交换值，再将某一染色体上的基因呈直线排列，确定基因之间的相对位置和遗传学距离（1%的交换

值定为 1cM)。

基因连锁分析的依据是遗传多态性和遗传标记。遗传多态性有单核苷酸多态性(SNP)、基因多态性、染色体数目和结构的多态性等。SNP 是指个体间基因组 DNA 序列同一位置单个核苷酸变异(替代、插入或缺失)所引起的多态性;基因多态性是指在一个遗传位点上具有一个以上的等位基因……。遗传学中曾将可识别的等位基因称为遗传标记;现代遗传学将可示踪染色体、染色体片段、基因等传递轨迹的遗传特性都称为遗传标记。这种识别可通过个体的表型特征、染色体数目或结构、示踪技术等方面,以便能让人们凭肉眼或借用显微技术等方法来识别。

人类基因组全长约 3100cM,1cM 大约相当于 1000kb。遗传图的绘制需要应用多态性标记作为位标,如最早应用的是限制性片段长度多态性(RFLP)分析,后来采用精确度更高的可变数目串联重复(VNTRs)标记、扩增片段长度多态性(AFLP)标记、等等分析技术。

在种群中生物个体之间,由于 DNA 某一位点上的变异有可能引起该位点特异性的限制性内切酶识别位点的改变,包括原有位点的消失或出现新的酶切位点。当用限制性内切酶处理不同生物个体的 DNA 时,致使酶切片段长度发生变化,个体之间出现限制性片段长度的差异称为限制性片段多态性。

(二)基因物理图

人类基因组的物理图是以在染色体上定位的、核苷酸序列已知的单拷贝 DNA 短片段(称序列标签位点,英文缩写 STS)为"界标",以碱基对数(bp,kb,Mb)作为图距单位,标明在 DNA 分子或染色体上所处位置的图谱。最新制作的基因物理图含 52000 个 STS 位标。绘制物理图谱的目的是把有关基因的遗传信息及其在每条染色体上的相对位置线性而系统地排列出来。基于 STS 的物理图把来自经典遗传学及细胞遗传学中的基因座的信息转换为基因组上的物理长度的信息,就可以直接以这些片段为材料进行基因克隆和分析。

基因物理图的研究思路是:是把庞大的无从下手的 DNA 先"敲碎",再拼接;以 Mb、kb、bp 作为图距,以 DNA 探针的 STS 序列为路标。

(三)基因组测序

测定人类全基因组 DNA 分子的核苷酸排列的次序、基因位置,也是一种基因组作图——最精细的 DNA 序列图。其测序的原理是:所有生物性状和疾病都是由结构或功能蛋白质决定的,而已知的所有蛋白质都是由 mRNA 编码的。这样可以把 mRNA 通过反转录酶合成 cDNA,或称作表达序列(EST)部分的 cDNA 片段;也可根据 mRNA 的信息人工合成 cDNA 或 cDNA 片段。然后,再用这种稳定的 cDNA 或 EST 作为"探针"进行分子杂交,鉴别出与转录有关的基因。

人类最终得到包含大约 31 亿个核苷酸对的序列图,这是--张分子水平的、最高层次的、最详尽的物理图。这是整个 HGP 工程中最耗时间的一个项目。

(四)其他物种基因组分析

在人类基因组计划中,还包括对五种生物基因组的研究:大肠杆菌、酵母、线虫、果蝇和小鼠,这些动物称为人类的五种"模式生物"。对这些物种的基因组的比较分析,有助于我们解读人类的百科全书,以便更好地了解我们自己的基因。

三、基因组研究成果

人类基因组计划自 1990 年正式启动以来,不仅顺利地完成了模式生物的基因组研究,而且美国和英国科学家于 2006 年 5 月 18 日在英国《自然》杂志网络版上发表了人类最后一个染色体——1 号染色体的基因测序。在人体全部 22 对常染色体中,1 号染色体包含基因数量最多,达 3141 个,是平均水平的两倍。科学家不止一次宣布人类基因组计划完工,但推出的均不是全本,这一次杀青的"生命之书"更为精确,覆盖了人类基因组的 99.99%。解读人体基因密码的"生命之书"宣告完成,历时 16 年的人类基因组计划书写完了最后一个章节。

通过研究,在人类基因组中有许多意想不到的发现:

1. 基因数量少得惊人　全部人类基因组中的 24 条染色体上的 DNA 约有 3.1Gbp,只约有 2 万~2.5 万个基因;平均的基因大小有 27kbp;其中 G+C 含量偏低,仅占 38%。这一突出的发现十分令人惊讶,也

很神秘。因为，如果果蝇、线虫和拟南芥分别需要13000，18999和26000个基因来维持生命活动的话，那么人类需要多少个基因呢？人们普遍认为这个数目是多于150000；然而，实际上只有近4万个基因！

2.一个基因编码多种蛋白质　显然，人类生命活动的复杂性远远高于那些低等的动物和植物体。如果人类增加的复杂性不是由于基因数目的大大增加的话，那么又如何解释？至少在下列几个层面的特殊机制使人类基因组产生了复杂性：①RNA选择性剪切，人类基因中有多于60%的基因有两个或多个选择性剪切的RNA，所以每个基因平均编码几种蛋白质，有时有5种之多，而相对简单的有机体如线虫，每个基因只能编码一种蛋白质。②转录因子的过量表达，它控制基因表达的开或关，通过基因的开和关、表达量的多和少等非常微妙的调节，构成了基因和蛋白质的复杂性和精细性控制。同时，蛋白质可以被修饰，例如，酶的缺乏或糖类和脂类的增多等可以改变蛋白质的活性。

3.人类基因组中存在“热点”和大片“荒漠”　在染色体上有基因成簇密集分布的区域，也有大片的区域只有“无用DNA”片段——不包含或含有极少基因的片段。基因组上大约有1/4的区域没有基因的片段。在所有的DNA中，只有1%～1.5%DNA片段能编码蛋白，在人类基因组中98%以上的序列都是所谓的“无用DNA”片段，多达300多万个。这些重复的“无用”序列，绝不是无用的，它一定蕴含着人类基因的新功能和奥秘，包含着人类演化和差异的信息。

4.男性的基因突变有较高的频率　男性的基因突变率是女性的两倍，并且人类大部分的遗传疾病是由Y染色体上的基因控制的。所以，可能男性在人类的遗传中起着更重要的作用。

5.人类基因组中有200多个细菌基因　人类基因组中大约有200多个基因是来自于插入人类祖先基因组的细菌基因。这种插入基因在无脊椎动物中是很罕见的，说明是在人类进化晚期才插入我们基因组的。可能是在我们人类的免疫防御系统建立起来前，寄生于机体中的细菌在共生过程中发生了与人类基因组的基因交换。

6.发现了大约300万个单核苷酸多态性　即在人类基因组中有大约300万个单核苷酸上存在单个碱基对的置换，并进行了精确的定位，初步确定了30多种致病基因。随着进一步分析，我们不仅可以确定遗传病、肿瘤、心血管病、糖尿病等危害人类生命健康最严重疾病的致病基因，寻找出个体化的防治药物和方法，同时对进一步了解人类的进化产生重大的作用。

第十八章　遗传物质的传递规律

生物的性状遗传是通过遗传物质的有规律传递来实现的。奥地利的孟德尔是最早发现并总结遗传规律的科学家，他于19世纪五、六十年代，以豌豆作为材料做了连续八年的杂交试验，发现并总结出来了两个最经典的遗传定律：分离定律和自由组合定律（具体内容详见高中生物教材）。为此，孟德尔被尊为遗传学之父。自1900年孟德尔定律被重新发现后的一个多世纪以来，遗传学的发展突飞猛进。在孟德尔两个规律的启发和影响下，众多的科学家做过许多的遗传试验，总结归纳出了“连锁互换定律”、“伴性遗传和性别决定”和“细胞质遗传”等规律。

第一节　基因的连锁互换定律

一、连锁互换定律的内容

美国遗传学家摩尔根和他的同事们以果蝇为材料进行杂交实验，发现并总结了基因的连锁互换定律，与孟德尔两个定律一同被视为遗传学的三大基本定律，为遗传学理论的发展奠定了重要的科学基础。摩尔根等人发现，野生果蝇的身体是灰色的，有些果蝇体色变成了黑色；有些果蝇的翅也不再是正常大小，而变成残留的小片。这两个变化都是基因突变的结果，是可以遗传的。

（一）连锁和互换现象

如图18-1所示，摩尔根用灰身长翅果蝇与黑身残翅果蝇进行杂交，无论是正交还是反交，子一代都是灰身长翅。可见，灰身对黑身来说是显性，长翅对残翅来说是显性。让子一代雄性果蝇（灰身长翅）与黑身残翅雌性果蝇进行杂交得到的后代，结果只有灰身长翅和黑身残翅两种类型且个体数为1∶1。这种在同一亲代个体上的两个性状（灰身和长翅、黑身和残翅）都连在一起遗传给同一后代的现象称为完全连锁遗传。

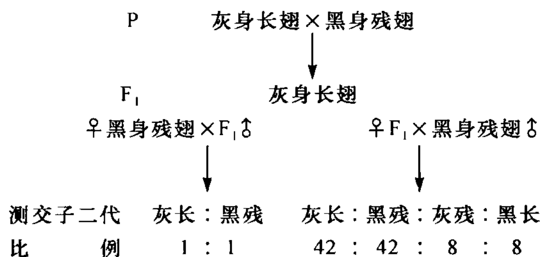


图18-1　果蝇的完全连锁遗传和不完全连锁遗传现象

摩尔根又用上述的子一代雌性果蝇与黑身残翅雄性果蝇进行杂交得到的后代，结果有四种类型的个体：灰身长翅、黑身残翅、灰身残翅、黑身长翅，比例为42∶42∶8∶8，即与亲本相同类型的个体数相等且占绝大多数，而性状重组得到的两种类型的个体数相等但占极少数。这种在同一亲代个体上的两个性状大多连在一起遗传给同一后代的现象称为不完全连锁遗传，即亲代的两对相对性状在后代的个体表型上存在互换现象。

（二）连锁和互换现象的实质

如图18-2所示，果蝇的两对相对性状各受一对等位基因控制，并且这两对等位基因位于同一对同源染

色体上，呈连锁关系。亲代的灰身(基因为 B)长翅(基因为 V)个体的基因型是$\frac{B\ \ V}{B\ \ V}$，黑身(b)残翅(v)的基因型是$\frac{b\ \ v}{b\ \ v}$；子一代灰身长翅个体的基因型是$\frac{B\ \ V}{b\ \ v}$。子一代雄性个体在减数分裂的过程中，位于同一染色体上的基因 B 与 V(或 b 与 v)完全连锁进入到同一精子中，因而产生数量相等的两种基因型精子，因而测交后代只有两种表现型的个体。

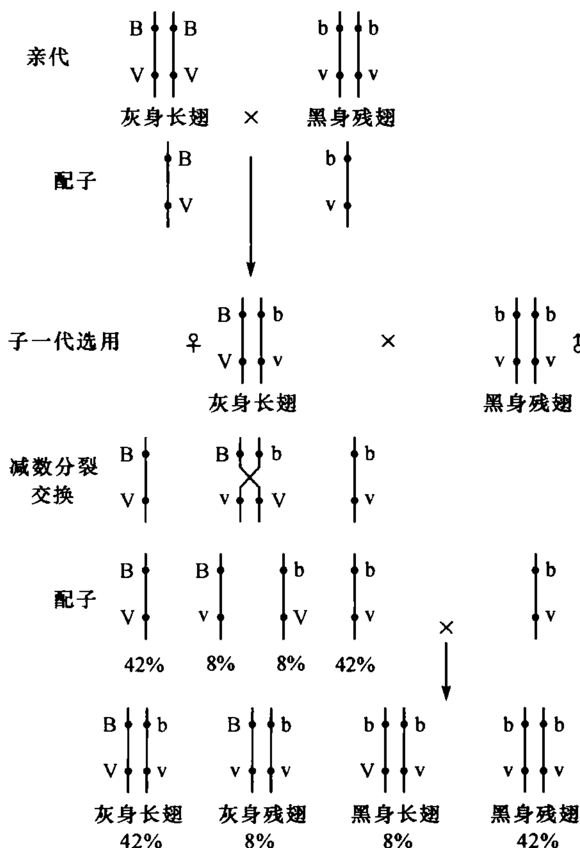


图 18-2 连锁交换定律的实质

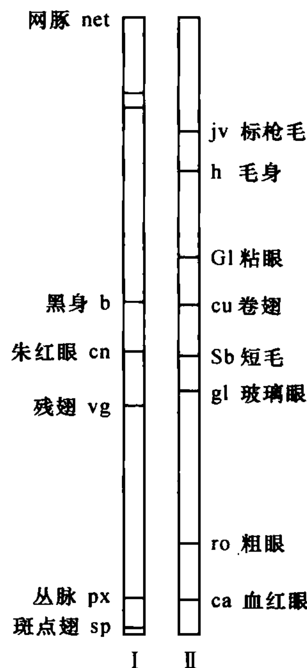


图 18-3 果蝇染色体基因图
(示染色体上一部分基因的位置)

在子一代雌性个体中，有 16%～32%的卵原细胞在减数第一次分裂的四分体时期，同源染色体的两个相邻姊妹染色单体之间发生了交叉互换，实现了基因 BV 和 bv 之间的重新组合，结果建立了两种新的连锁：B 和 v 连锁、b 和 V 连锁，产生了四种基因型的卵细胞 BV、bv、Bv、bV，比例为 42：42：8：8，因而测交后代有四种类型的个体，比例为 42：42：8：8(图 18-2)。

二、连锁群及其染色体基因图

(一)连锁群

一条染色体的 DNA 分子上的所有线性排列的基因就构成了一个连锁群。由于同源染色体之间在细胞减数分裂时可能会发生交叉互换，结果本来不在同一 DNA(染色体)上的非等位基因会在同一 DNA(染色体)上而发生新的连锁，所以一对同源染色体的所有基因同属于一个连锁群(但一对异形的性染色体上的全部基因组成两个连锁群)，所以人的连锁群是 24 个；玉米有 10 对同源染色体，连锁群就是 10 个。由此可见，如果基因 A 与 B 连锁，C 与 D 连锁，且 B 与 C 连锁，则 A 与 D 连锁，A、B、C 和 D 同属一个连锁群。

如果一个性状由一对以上等位基因决定，而且它们之间表现为完全连锁，那么杂交后代的表型就会像

受一对等位基因控制那样进行分离。遗传学中把完全连锁的、控制同一性状的非等位基因称为拟等位基因。

（二）染色体基因图

按照一条染色体中所有基因的相对位置和距离，在同一条染色体上确定所有基因具体位置的图，就称为染色体基因图（图 18-3）。

三、连锁群中基因的定位

（一）连锁基因交叉互换的一般方式

如图 18-4 所示，一对同源染色体之间的交叉互换有涉及一对非姊妹染色单体的（图 B 和 C）、有涉及三条染色单体的（图 D）、也有同时涉及四条染色单体的（图 E）；既有不交换的（图 A），也有发生一次交换的（图 B）、二次的（图 C、D、E 和 F）、三次……多次的。如单个酵母细胞减数分裂发现有像图 D 这种的交换。交换一般都只发生在同源染色体的非姊妹染色单体之间，姊妹染色单体之间的交叉互换非常罕见；交换不导致染色体片段的丢失，交换机制目前还不够清楚。

（二）基因重组值（率）和交换值（率）

1. 基因重组值（率）和交换值（率）的概念　如图 18-4 所示，某双杂合体（如$\frac{O\quad Q}{o\quad q}$）在细胞减数分裂的四分体时期，同源染色体相邻的两条非姊妹染色单体之间，如果在 Q(q) 与 O(o) 之间发生了一次交叉并互换（如图 18-4B），结果就产生了基因重组型配子（$\underline{O\quad q}$或/和$\underline{o\quad Q}$）。基因重组型配子占总配子数的比率就叫做非等位基因 Q(q) 和 O(o) 之间的重组值（率）。非等位基因 Q(q) 与 O(o) 的重组值反映了在 Q(q) 与 O(o) 之间因为交叉互换而发生基因重组的机会大小。

细胞减数分裂过程中，某一对同源染色体（$\frac{O\quad Q}{o\quad q}$）的每一对非姊妹染色单体在基因 Q(q) 与 O(o) 之间发生交换的平均次数，就叫做非等位基因 Q(q) 与 O(o) 之间的交换值（率）。或者说，Q(q) 与 O(o) 之间的交换值就是 n 个细胞的 n 对相同的同源染色体，在减数分裂过程中 Q(q) 与 O(o) 之间发生交换的总次数除以 $2n$ 的值，其中"$2n$"意为 n 对同源染色体有 $2n$ 对非姊妹染色单体。

如图 18-4，在 Q(q) 与 O(o) 之间，一对同源染色体的任何两条非姊妹染色之间只发生一次的交换称为单交换，其发生的概率称为单交换值，图 B 的单交换值为 50%；一对同源染色体之间同时发生二次的交换称为双交换或二次交换，其发生的概率称为双交换值，图 C、D、E 和 F 的双交换值各为 50%，而交换值各为 100%；一对同源染色体之间同时发生三次的交换称为三交换，其发生的概率称为三交换值，而交换值就为 150%；等等。所以，在多个细胞的减数分裂过程中，Q(q) 与 O(o) 之间的交换值＝单交换值 ＋ 双交换值×2 ＋ 三交换值×3 ＋…。假如某一生物体细胞减数分裂按图 18-4 所示进行交换，并且五种情况的出现几率相同，则 Q(q) 与 O(o) 之间的交换值＝单交换值(50%×1/5)＋2×双交换值(50%×4/5)＝90%，而重组值是(0＋50＋50＋50＋100)%×1/5＝50%。

2. 基因重组（值）与交换（值）的关系　一对同源染色体之间的交叉互换可有多种类型，以下只对图 18-4 所示的五种类型的重组与交换进行讨论，并只研究非等位基因 O(o) 与 Q(q) 及其表现型的情况。

(1) 发生在一对非姊妹染色单体之间的交换　两条非姊妹染色单体的基因 Q(q) 与 O(o) 之间（图 18-4B、C），一次交换（即单交换）造成了重组，二次交换（即双交换）结果却没有发生重组。所以说交换是重组的基础，没有交换就没有重组；但对于某具体的两个基因来说，交换不一定会造成重组。如果在非等位基因 Q(q) 与 O(o) 之间发生奇数次交换，就有 Q(q) 与 O(o) 之间的重组；如果发生偶数次交换，就没有 Q(q) 与 O(o) 之间的重组。因此，当在非等位基因 Q(q) 与 O(o) 之间只发生单交换时，非等位基因 Q(q) 与 O(o) 之间的交换值等于重组值；当在非等位基因 Q(q) 与 O(o) 之间既存在单交换，又存在双交换时，Q(q) 与 O(o) 之间的交换值应等于单交换值和 2 倍的双交换值之和。因此，只有发生单交换时，重组值才等于交换值；否则，重组值小于交换值。

(2) 发生在三或四条染色单体之间的双交换　如果按图 18-4D 和 E 发生在三条染色单体之间的交换：交换值＝2×双交换值(50%)＝重组值×2。如果按图 18-4E 发生在四条染色单体之间的交换：交换值＝2

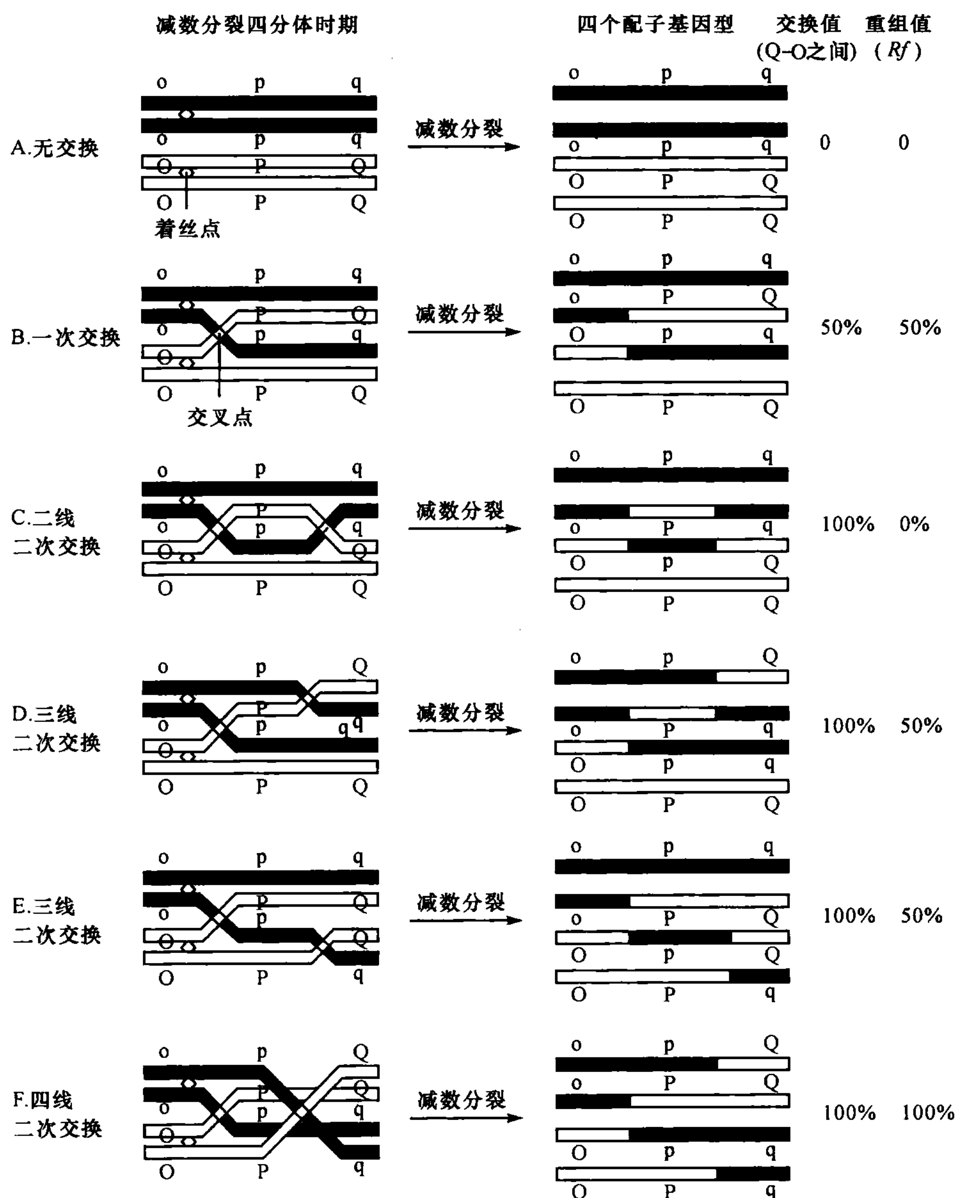


图 18-4　同源染色体之间交叉互换的一般方式

×双交换值=重组值。

(3)通过重组值来确定交换值　根据上述(1)和(2)的分析发现，如果只研究非等位基因 Q(q)与 O(o)，在细胞减数分裂过程中，交换到底发生在哪几条染色体上，是单交换还是双交换甚至是多种交换同时发生，这是无法直接确定的，因而交换值不能直接得知；但可以对杂合子测交后代的表现型进行统计，得出重组值，再按公式“$m=-\ln(1-2Rf)$”计算出交换值($=m/2$)。公式的来源简述如下：

如图 18-4 所示，据研究，三种双交换(二线、三线和四线双交换)的发生是完全随机的，因此三种类型的双交换机会的比例为 1∶2∶1，重组型配子的总数是 50%=0×1/4+50%×2/4+100%×1/4。事实上所有非零次(一次，二次，……)交换的减数分裂细胞都会产生 50%的重组型细胞。

经研究发现，在某一特定染色体区域发生零次、一次、二次等不同类型交换的频率符合波松分布，用函数式表示为：

$$f(i)=e^{-m}m^{i}/i!$$

其中：i 是交换发生的次数（如 0 次、1 次、2 次、3 次等），$f(i)$ 是细胞减数分裂时单单发生某一种类型交换的频率，e 为自然对数的底，m 是每个细胞进行减数分裂在这一特定区域内发生交换的平均次数，在数值上等于交换值的 2 倍。至少发生一次交换的减数分裂细胞频率为：

$$f(i\neq 0)=1-f(0)=1-e^{-m}m^{0}/0!\ =1-e^{-m}$$

因为发生交换后减数分裂产生的细胞中有一半是重组型的，所以重组频率（Rf）为：

$$Rf=(1-e^{-m})\times 50\%\quad 或\quad m=-\ln(1-2Rf)$$

这就是遗传作图函数。图 18-5 是作图函数的几何曲线。从图中可以看出：①不管两个基因位点间遗传距离有多大，重组值都不会达到 50%；②当 m 值很小，或者说两个基因间距离很短时，m 值与 Rf 值呈线性关系，此时，Rf＝交换值＝$m/2$。

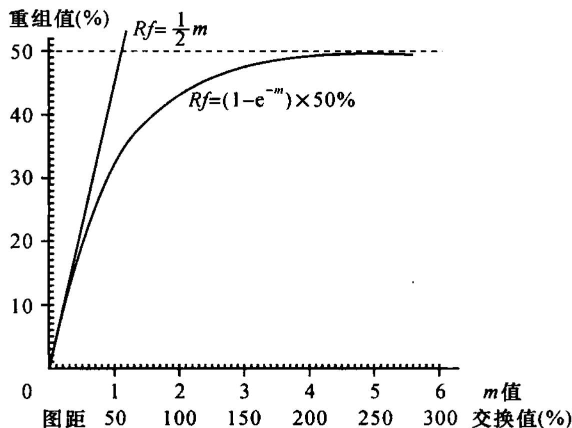


图 18-5　遗传作图函数的几何曲线

（两基因间的重组值与 m 值、交换值和图距的关系）

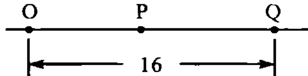


图 18-6　染色体基因图距

3. 交换值与基因图距　连锁的两个基因距离越远，在减数分裂时这两个基因之间发生交换的可能性越大，即交换值越大。在遗传学上规定，以交换值的 1% 为这两个连锁基因图距的 1 个单位，也称 1 个厘摩（cM）。如果 Q—O 之间的交换值为 16%，则 Q 与 O 之间的图距为 16 个单位或 16cM，并表示如图18-6。

如果某生物个体的基因 Q—O 按图 18-4 所示的方式发生交换，并且设 Q—O 单交换值为 n，C、D 和 E 图中 Q—O 双交换值分别为 c、d、e、f，则 Q—O 交换值＝$n+2c+2d+2e+2f$。（$n+2c+2d+2e+2f$）就是 Q 与 O 之间的实际图距。实际上，交换值都是通过重组值按公式“$m=-\ln(1-2Rf)$”来确定的。

其实，交换值的大小除了取决于染色体上这两个基因间的距离以外，还与染色体在这一区域的结构、细胞年龄、激素、极端温度、辐射和二价离子等其他一些因素有关。例如，摩尔根实验就发现雄果蝇个体的一染色体上的基因 B 与 V 之间就不发生互换，而雌果蝇个体则有互换。但是，尽管基因图有些不足，它对于基因相互作用、基因的位置效应的研究，都起到了推动作用。

（三）基因定位的方法

1. 三点测交法　基因定位通常采用“二点测交”法和“三点测交”法。三点测交是用包含三对等位基因的 F_1 与三对隐性基因的亲本回交，通过对测交子代表现型及其比例的分析，计算三个连锁基因之间的交换值，从而确定各个基因在同一条染色体上的次序和距离。例如，用籽粒有色、饱满、非糯质三杂合 F_1 玉米与无色、凹陷、糯质玉米测交，其测交结果归纳如表 18-1。为了方便起见，以＋代表显性等位基因的符号，c 为无色，sh 为凹陷，wx 为糯性，三个都是隐性基因。

（1）基因交换类别的确定和交换值的计算　由于在 F_1 个体减数分裂过程中，虽然在四分体时期每对同源染色体上的两个非姊妹染色单体之间发生交叉互换是很常见的，但对于一条染色体上的两个基因来说，交叉互换的机会毕竟是少数，双交换的机会还要少得多，所以先确定双交换，而后再确定单交换，如表 18-1 所示。

表 18-1 三点测交统计

F_1 配子种类	测定后代的表现型	籽粒数（F_1 配子数）	基因交换类别	单或双交换值（%）
+ + +	有色、饱满、非糯	2238	未交换	
c sh wx	无色、凹陷、糯质	2198		
c + +	无色、饱满、非糯	98	c—sh 间单交换	3.40
+ sh wx	有色、凹陷、糯质	107		
+ + wx	有色、饱满、糯质	672	sh—wx 间单交换	22.11
c sh +	无色、凹陷、非糯	662		
c + wx	无色、饱满、糯质	39	双交换	0.96
+ sh +	有色、凹陷、非糯	19		
总籽粒合计		6033		

交换值的计算如下：

双交换值$=\frac{39+19}{6033}\times 100\%=0.96\%$

交换(c—sh)值＝单交换(c—sh)值＋双交换值

$$=\left(\frac{107+98}{6033}+\frac{19+39}{6033}\right)\times 100\% = 3.40\% + 0.96\% = 4.36\%$$

交换(sh—wx)值＝单交换值(sh—wx)＋双交换值

$$=\left(\frac{672+662}{6033}+\frac{19+39}{6033}\right)\times 100\%=22.11\%+0.96\%=23.07\%$$

(2)基因相对位置(即座位)和图距的确定

①根据未交换的亲型组合可知，F_1 是三杂合体，且三显性基因连锁，三隐性基因连锁。

②根据双交换可以推断，三基因连锁中 sh 基因居中。

③根据交换(c－sh)值是 4.36%和交换(sh－wx)值是 23.07%，能够确定相应基因的遗传图距(图18-6)。

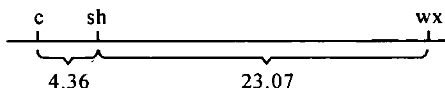


图 18-6 遗传图距

④基因 c—wx 间的图距为 c—sh 和 sh—wx 的图距之和，即 4.36 ＋ 23.07＝27.43。

交换(c － wx)值＝交换(c － sh)值 ＋ 交换(sh － wx)值

＝单交换(c － sh)值 ＋ 单交换(sh － wx)值 ＋ 双交换值×2

$$=\left(\frac{107+98}{6033}+\frac{672+662}{6033}+\frac{19+39}{6033}\times 2\right)\times 100\%=27.43\%$$

事实上，上述所讲的“交换值”应该是“重组值”，不过在两个基因位点间遗传距离很小时(小于 5cM)，两基因间只会发生单交换，这时的交换值就等于重组值了；而上述基因 c－wx 间的实际交换值应大于 27.43%，见“二点测交法”的计算。

2. 二点测交法　二点测交法是采用双杂合体 F_1 与双隐性类型测交，只能确定一个染色体上两个基因之间的相对距离。仍以上例数据，研究“有色与无色”和“饱满与凹陷”两种基因的图距。用籽粒“有色、饱满”双杂合玉米 F_1 与“无色、凹陷”玉米测交，其测交结果统计如表 18-2。由于 c 与 sh 间的重组值很小，只有 4.36%，这样的重组值几乎等于交换值，因此基因 c 与 sh 间的图距为 4.36，如图 18-6。

表 18-2　二点测交统计

F_1 配子种类	测定后代的表现型	籽粒数（F_1 配子数）	基因重组类别	重组值(%)
＋　＋	有色、饱满	2910	未重组	
c　sh	无色、凹陷	2860		
c　＋	无色、饱满	137	c—sh 间重组	4.36
＋　sh	有色、凹陷	126		
总籽粒合计		6033		

但是，如果只是研究“有色与无色”、“糯质与非糯”两种基因的图距，就用籽粒“有色、非糯”双杂合玉米 F_1 与“无色、糯质”玉米测交，其测交结果统计如表 18-3。c 和 wx 间的重组值较大，交换值会更显著地大于重组值，因此需要通过公式“$m=-\ln(1-2Rf)$”来计算 m 才能确定交换值：

$$m=-\ln(1-2\times0.2551)=71.37\%$$，交换值即为 35.7%

表 18-3　二点测交统计

F_1 配子种类	测定后代的表现型	籽粒数（F_1 配子数）	基因重组类别	重组值(%)
＋　＋	有色、非糯	2257	未重组	
c　wx	无色、糯质	2247		
c　＋	无色、非糯	760	c—wx 间重组	25.51
＋　wx	有色、糯质	779		
总籽粒合计		6033		

四、三大基本遗传定律的比较

（一）三大基本遗传定律的适用范围

1. 共同的适用范围　生物进行有性生殖过程中的核基因及其所控制的性状遗传遵循三大遗传定律。

2. 特殊的适用范围

（1）当我们研究的对象是某生物的一对等位基因或及其控制的性状遗传时，那么这对等位基因或及其控制的性状遗传遵循分离定律。

（2）当我们研究的对象是某生物的两对或两对以上等位基因或及其控制的性状遗传时，那么这些等位基因或性状遗传遵循自由组合定律或连锁与交换定律：

① 如果这些等位基因是不连锁的，则遵循自由组合定律。

② 如果这些等位基因是连锁的，则遵循连锁与交换定律。

（二）三大基本遗传定律的关系

分离定律是其他两个基本定律的基础，其他两个定律实际上是分离定律的延伸和扩展。一个个体的所有等位基因或及其控制的性状在有性生殖产生后代的过程中，分别遵循分离定律；只有当研究这些等位基因或及其控制的性状在有性生殖产生的后代个体上的组合方式及其出现的几率时，才遵循自由组合定律或连锁与交换定律。所以，一个生物个体在有性生殖过程中实际上同时遵循三大定律。

第二节　性别决定和伴性遗传

一、性别决定

（一）性染色体和常染色体

性别存在于雌雄异体的生物种群中，是个体之间雌雄的差别。雌雄性别与其他性状一样，受遗传物质的控制，同时受环境条件的影响。在雌雄异体的生物个体细胞中，直接控制性别发育和形成的染色体称为性染色体，其他染色体概为常染色体，常染色体上的某些基因对性发育有辅助作用。在生物体细胞中，性染色体通常是成对存在的，但也存在少数的生物个体含有一个或两个以上性染色体。例如，人的体细胞含有1对性染色体和22对常染色体，果蝇体细胞中含有1对性染色体和3对常染色体。

对于雌雄同体的生物来说，体细胞中无性染色体，产生雌雄配子的差异并非性染色体所致，而是细胞分化的结果。

（二）性别决定

性别决定就是性染色体决定生物雌雄性别发展趋势的内在机制。常见的有以下两种类型的性别决定：

1. XY型（含XO型）　这种类型普遍存在于生物界中。人类和全部的哺乳动物，多数昆虫（如双翅目），某些鱼类、两栖类和某些雌雄异株的植物都属于XY型。这类生物的雄性个体的体细胞中含有一对异型的性染色体X和Y，雌性个体的体细胞中含有同型的性染色体X和X。含有XY性染色体的个体是雄性的原因，主要取决于Y染色体上存在决定雄性特征的雄性基因（如SRY基因和TDF基因等）。然而，在有袋类等动物中，性别表现不仅取决于Y染色体的有无，而且还受到X染色体数目的影响。

例如，男人体细胞中的性染色体组成是XY，其中Y比X短得多，在Y上存在的基因数比在X上的要少；女性体细胞中的两条性染色体大小和形状是相同的，即XX。雄性果蝇的体细胞中含有XY性染色体，但其X比Y要短，X上的基因数也更少。

异型性染色体如X与Y之间，既有同源区段，也存在非同源区段。同源区段在减数分裂时一定会联会，存在相同的或等位基因；非同源区段在减数分裂时一定不联会，也不存在相同的或等位基因。

根据分离定律，对于所含的性染色体类型来说，一男人产生的精子有两种类型，即含X的精子和含Y的精子，且比例为1∶1；一女人产生的卵细胞只有一种，即含X的卵细胞。所以这对夫妇的后代的男女比例在理论上是1∶1。这就是在雌雄异体的生物种群中，性比会1∶1或接近于1∶1的根本原因。

XO型是XY型的一种特殊类型。在XO型的生物中，如蚱蜢、蝗虫、蟋蟀、蟑螂、虱和各种蜂类等，雄性个体的体细胞只有一个X染色体，而雌性个体的体细胞中有2个X染色体，即XO为雄性（“O”表示缺一个性染色体），XX为雌性。

（1）雌性哺乳动物的巴尔小体　巴尔小体是1949年巴尔（Barr）和伯特伦（Bertran）在观察公、母猫间期细胞核时发现的。雌性哺乳动物的体细胞在间期时，沿核膜内面有一块深染的染色质，即巴尔小体。现在已知，巴尔小体是浓聚的X染色体，其上基因不转录，因而是不活跃的。我们已知，哺乳动物的雌性细胞有2个X染色体（XX），其中一个来自父亲，一个来自母亲，可分别用X_1和X_2表示。在胚胎发育的早期，这2个X染色体中的一个聚缩而成巴尔小体，并且这个聚缩成巴尔小体的X染色体是来自父亲还是来自母亲的，其机会是相等的。在以后的细胞分裂中，巴尔小体也要复制，但其上基因从不转录。成长的雌性动物，包括女人在内，每一个体细胞都是含有一个巴尔小体和一个能转录的X染色体。

巴尔小体的存在在临床检验上很有用，从胎儿羊水中取得脱落的细胞检查，如有巴尔小体，胎儿就是女性，否则是男性；运动员参加女子项目，可通过检查白细胞中有无巴尔小体而确定其性别。

（2）TDF基因和SRY基因对雄性哺乳动物性发育的影响　1959年科学家发现Y染色体决定人类及哺乳动物的雄性表型。1966年将雄性决定区定位于Y染色体短臂上。进入20世纪80年代，证明在人Y染色体短臂上存在睾丸决定因子（TDF），其基因表达产物为H-Y抗原，有了这种抗原，原始性腺将发育成睾丸；没有这种抗原，原始性腺将发育成女性生殖器官。但是有人对TDF基因是否就是决定睾丸的主导基因有不同意见。

1990年又发现了SRY基因，定位于Y染色体短臂11带3小带。SRY基因是一个高度保守的单拷贝基因，它所编码的蛋白质是一种转录因子，它通过与特异的DNA序列结合，达到对其他受控基因的转录和表达的调控。在这个过程中SRY蛋白起着开关作用，它与人类性别决定密切相关，有人认为它就是性转换因子。第一个月，人胚胎在形态学上是中性的，它包含有原始的卵巢组织和睾丸组织，以及两种生殖导管；但随着胚胎发育，两种性组织和导管中只有一套得到发育，另一套发生凋亡。有了性转换因子，原始性腺就向睾丸组织方向分化，最终发育成睾丸；否则，原始性腺将发育成卵巢。此后的性别及第二性征发育就依赖于雌、雄性激素作用。

2. ZW型(含ZO型)　与XY型相反，雌性含有两个异型性染色体Z和W，雄性含有两个同型性染色体Z和Z，这种性别决定称为ZW型。鸟类、某些鱼类、两栖类、爬行类、鳞翅目昆虫等都属于ZW型。例如，家蚕的体细胞中染色体数28对，其中一对是性染色体；雄性家蚕的体细胞染色体组成是27对常染色体＋ZZ性染色体，而雌家蚕为27对＋ZW。

ZO型与ZW型类似，但是ZO型生物的雌性个体体细胞中只有一个Z染色体没有W染色体，而雄性个体有两个Z染色体。ZO型生物较少见，例如鸡、鸭等家禽，某些鱼类和鳞翅目昆虫等属于ZO型。

(三)性别分化

性别分化指受精卵在性别决定的基础上，进行雄性或雌性性状分化和发育的过程。性染色体的组成决定了生物体性发育的可能性，然而，生物体在内、外环境因素如激素、营养、光照、温度等的影响下，虽然不能改变性染色体(基因)的组成，但可以促进、抑制甚至转化性染色体对性别发育的作用。这也表明性别表现取决于基因型和环境条件的相互作用。其实，原来凡是有性别分化的生物，幼体都有可能向雌雄两方面发育，若内、外环境非常有利于某一性别的发育，就有可能产生跟性染色体不一致的相反结果，发育为一定性别的表现型。

1. 营养条件　同是蜜蜂受精卵发育的幼虫，获取蜂王浆(其成分中的蜂乳酸有利于雌性器官的发育)较多的一只可发育为有生育能力的蜂王，其余的则成为雌性性器官发育不良的工蜂。在黄瓜发育早期施氮肥或给温室的黄瓜通入CO_2，可使雌花数量增多。

2. 温度和日照条件　温度变化能改变某些动物性别发育的方向。鳖(甲鱼)卵孵化时，25℃孵化多为雄，30℃孵化多为雌。蜥蜴类的*A. agama*，*E. macularius*，它们在24℃的环境下全部发育成雌性，而在32℃的环境下则全部发育成雄性。某些蛙类XX为雌体，XY为雄体，但若蝌蚪在20℃以下的环境中发育，子代一半为雄性，一半为雌性，在30℃下发育，则全部为雄蛙。

在晚上低温则南瓜多开雌花；若低温和8小时日照结合起来，则雌花占绝对优势。在葫芦科植物里，丰富的氮肥、短日照低温有利于雌花的发育。大麻，在短日照、温室内、50%～80%的雌株逐渐出现性转变为雄株。

3. 位置效应　一般在雌雄同花的植物里，同一朵花原基上，靠近外边的细胞发育成雄蕊，靠近中央的发育成雌蕊。有一种蜗牛类的软体动物*Crepidula*，在它们形成的上下相互叠压的群体中，位于下方的个体发育成雌性，而位于上方的个体则发育成雄性。

一种叫后螠的海生蠕虫，雌雄个体的大小差异悬殊，雌虫长6cm左右，体形像豆子，有一个长吻，吻的顶端分叉；雄虫构造简单，体长仅为雌虫的1/500，没有消化器官，寄生在雌虫的子宫里(图18-7)。这种动物的受精卵发育成幼虫时，若周围海水中无雌性成体存在，则幼虫发育成雌性；如果幼虫落到雌虫吻部则发育成雄虫，而且雄性程度是由它们在雌虫吻部停留的时间来决定的。如果把落在雌虫吻部的幼虫取下来，让它在离开雌虫的条件下继续发育，它就成为中间性。造成这种性别决定的原因可能是：雌虫吻部产生的一种类似激素的化学物质影响了幼虫的性别分化。

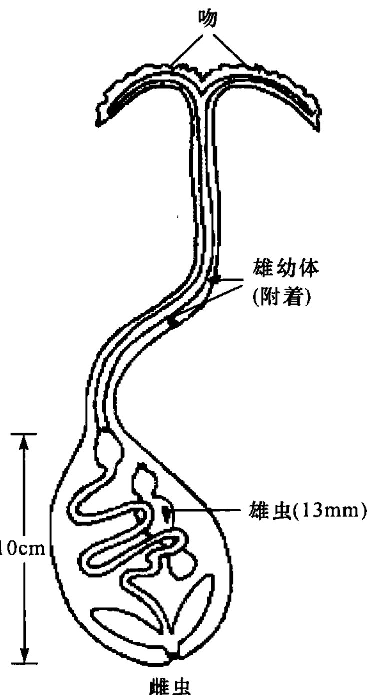


图18-7　后螠

4. 性逆转现象　“牝鸡司晨”就是母鸡变公鸡后清晨啼鸣的记载。雌鸡停止产卵，在某种外界条件的影

响下会逐渐向雄鸡的性状转化，最后还能和雌鸡交配产生子代。原因是母鸡卵巢不能分泌雌性激素，抑制卵巢发育，结果使退化了的精巢发育起来，并分泌出雄性激素而进一步促进雄性器官的发育。

红海中的红鲷鱼由十几至几十条生活在一起，只有领头的个体是雄鱼。若雄鱼死亡，则其中最健壮的一条雌鱼很快会卵巢消失，精巢长出，变成雄鱼。有人曾将雌雄鱼用 2 个玻璃缸分装，靠得很近，可互相看见，雌鱼不会变成雄鱼；若鱼缸间用黑布隔开，使雌鱼看不到雄鱼，则雌鱼里会有一条性逆转成雄鱼。可见鲷鱼是通过视觉引起性转化的。生活在澳大利亚的尖鳍鱼及某些两栖类也有类似变化。

二、伴性遗传

控制某些性状或疾病的基因只位于性染色体上，这些基因可随性染色体向后代传递，使相应性状或疾病的遗传与性别有关，这类遗传方式称性连锁遗传，亦称伴性遗传。对人类而言，男性性染色体组合为 XY，因 Y 染色体短小，缺乏 X 染色体上基因的等位基因，故常把 XY 叫半合子。性连锁遗传分为 X 连锁显性遗传，X 连锁隐性遗传和 Y 连锁遗传。

（一）X 连锁显性遗传

控制某性状的基因位于 X 染色体上且为显性。A 是一个 X 连锁显性基因，a 是它的隐性等位基因，分别记为 X^A 和 X^a。如一个 X^aX^a 女人和一个半合子男人即 X^AY 结婚，后代女性表现出 A 性状，而男性后代则不再表现 A 性状，即父亲把该基因传给女儿。若 X^AX^a 女性与男 X^aY 结婚，其后代男女性中各一半表现 A 性状（图 18-8）。因此，X 连锁显性性状在女性中出现的机会比在男性中的要多。

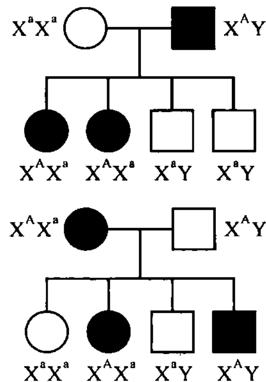


图 18-8　X 连锁显性遗传

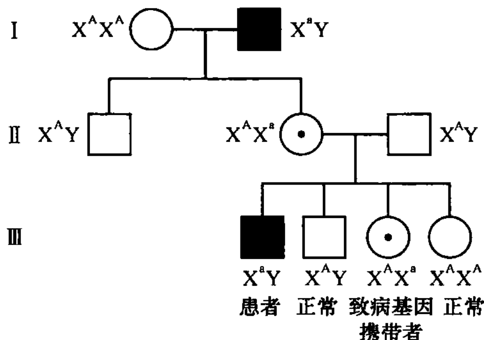


图 18-9　X 连锁隐性遗传

性连锁隐性致病基因通过父亲传给女儿，但她不表现性状而只是一个携带者；如果母亲是隐性纯合体，致病基因传给儿子。因为儿子是半合子，所以他发病，女儿只是致病基因的携带者

（二）X 连锁隐性遗传

位于 X 染色体上控制某性状的基因是隐性基因，如人类血友病隐性基因 a 即位于 X 染色体上，Y 染色体上没有它的等位基因，所以女性只有是纯合子（X^aX^a）时才表现出患血友病，而男性只要一条 X 染色体上有 a（即 X^aY），就表现出患病性状（图 18-9）。因此，X 连锁隐性遗传具有以下特点：

① 有病的人大多是男性。按上例在人群中男性有两种基因型 X^AY 和 X^aY，女性有三种基因型 X^AX^A、X^AX^a 和 X^aX^a。X^aX^a 或 X^AX^a 与 X^AY 婚配，子女中只有男性才能会患病；但却没有一种婚配组合的后代中，女性患者出现的机会高于男性患者。

② 表现型往往有隔代遗传的现象。男性患者的子女一般都表现正常，其孙代男性却有一半是患者，代与代之间有明显的不连续性。

③ 致病基因可表现为交叉（指性别交叉）遗传。男性患者的致病基因传递给女儿。

（三）Y 连锁遗传

控制某种性状或某种疾病的基因位于 Y 染色体上，随 Y 染色体传递并表现出相应的性状，称 Y 连锁遗传。Y 连锁遗传规律是父传子、子传孙，女性不会出现相应的遗传性状和遗传病，也不传递有关基因，故 Y

遗传又叫全男性遗传。传统例症是外耳多毛症，但目前尚未统一看法。此外还有箭猪病和蹼指等。有证可查，Y染色体上有睾丸决定基因，它决定着男(雄)性睾丸的形成。

三、从性遗传和限性遗传

(一)从性遗传

从性遗传中所涉及的性状是由常染色体上的基因支配的，具有这种基因的同一基因型个体由于不同性别的内分泌等因素的不同，在一性别中表现为显性，另一性别中表现为隐性。例如，人类的青年时期秃顶，男性多见，女性少见。男性秃顶(A)对非秃顶(a)为显性，杂合体Aa男性表现秃顶，女性Aa则正常，而女性AA才是秃顶。在动物中，某些绵羊的角的遗传是从性遗传的，如美利奴羊、寒羊雌性Hh无角，雄性Hh有角，而雌性AA才有角。

(二)限性遗传

限性遗传是指只在某一性别中表现的性状遗传。这类性状多数是由常染色体上的基因决定的，这些基因当然在雌雄动物中都可能存在。其中有的是单基因控制的简单性状，如单睾、隐睾；有的是多基因控制的数量性状，如泌乳量、产蛋量、产仔数等。显然，单睾和隐睾只在雄性中表现，泌乳量的大小等只在雌性中体现。

第三节　细胞质与遗传

一般认为，生物性状就是由细胞里染色体上的基因控制的，这种遗传方式叫做细胞核遗传(简称核遗传)，但是在1903年柯伦斯(Correns)和1909年鲍尔(Baur)分别发现了由细胞质里的基因控制的性状遗传，即细胞质遗传现象，后来人们逐渐认识到生物某些性状的遗传，不但需要核基因存在，也与细胞质因素有关。

一、母性影响

我们如果规定♀AA×♂aa为正交，那么♀aa×♂AA则为反交。在核遗传的情况下，正交和反交子代的表型是一样的。但是有些生物却不是这样，子代的表型只受母本的基因型决定，这种现象叫做母性影响。母性影响实质上是母体卵细胞的细胞质中非基因物质对受精卵发育的暂时或持久的影响。

(一)短暂的母性影响

这种影响对象主要是子代幼体。例如有一种麦粉蛾，含有犬尿素基因A的个体能产生犬尿素，使细胞有色；而含有隐性纯合体基因aa的个体自己则不能制造犬尿素，使细胞无色。

雌雄都是杂合体的麦粉蛾交配(♀Aa×♂Aa)，得到的隐性纯合体受精卵aa，因为不含犬尿素基因A，发育以后不产生犬尿素。麦粉蛾受精卵没有犬尿素基因，但卵细胞来自母体，细胞质中含有大量的犬尿素。受精卵发育成幼虫，幼虫皮肤因为原来卵细胞里面含有犬尿素而呈色。但随着个体发育和生长，每个细胞里犬尿素含量逐渐减少，致使皮肤颜色逐渐变淡而呈无色。

(二)持久的母性影响

这种影响使子代出现的性状永远保留。例如椎实螺外壳的旋转，有右旋的，也有左旋的(图18-10)。右旋D对于左旋d是显性。如果右旋DD纯合体(♀)和左旋dd纯合体(♂)杂交，子一代基因型Dd，是右旋的。如果子一代自体受精，在子二代中有三种基因型DD、Dd、dd，但都是右旋的。如果子二代仍自体受精，得到的子三代才有一部分是左旋的(表18-4)。

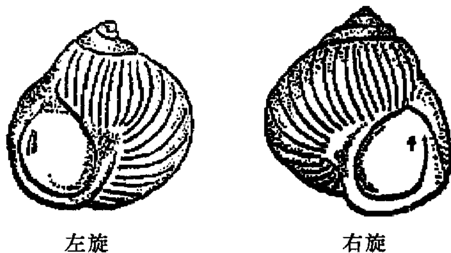


图18-10　椎实螺的外壳

为什么子二代全为右旋而子三代中才有部分是左旋的呢？因为这是母性影响的结果。椎实螺的左旋、右旋不是由受精卵基因型决定，而是由母本的核基因型决定的。确切地讲，椎实螺外壳的左旋和右旋决定于受精卵最初的两次卵裂中的纺锤体方向，而纺锤体的方向则取决于受

精卵的细胞质的特性。受精卵的细胞质来自卵细胞，卵细胞质的特性则取决于母体染色体上的基因。所以母体核基因型(DD或Dd)影响到受精卵的卵裂方向。子代的遗传型对受精卵细胞质的这种特性是不能改变的。

表 18-4　椎实螺外壳旋向的遗传

<table>
<tr><th rowspan="2">F_2</th><th colspan="3">F_3</th></tr>
<tr><th>基　因　型</th><th>表　　型</th><th>比　　数</th></tr>
<tr><td>1DD</td><td>1DD</td><td rowspan="2">右旋</td><td rowspan="2">3</td></tr>
<tr><td>2Dd</td><td>$\frac{1}{2}$DD
1Dd
$\frac{1}{2}$dd</td></tr>
<tr><td>1dd</td><td>1dd</td><td>左　旋</td><td>1</td></tr>
</table>

二、细胞质遗传

(一)紫茉莉的叶绿体遗传

最能说明细胞质遗传的典型实例是紫茉莉质体的遗传。质体是植物细胞中普遍存在的一类细胞器，其中含有叶绿素的质体是叶绿体，不含色素的质体呈白色，叫做白色体。

紫茉莉的枝条一般都是绿色的。但是这种植物有多种变异类型，如出现花斑植株。在花斑植株上有时还会生有3种不同的枝条—绿色的、白色的和花斑状的(图 18-11)。绿色枝条上的叶是深绿色的，白色枝条上的叶是白色的(或是极浅的绿色)，花斑枝条上的叶呈白色和绿色相间的花斑状。如果用显微镜检查紫茉莉的叶肉细胞，可以看到绿色叶的细胞内含有叶绿体，白色叶的细胞内不含叶绿体，只含有白色体，而花斑叶中则含有3种不同的细胞：只含有叶绿体的细胞、只含有白色体的细胞、同时含有叶绿体和白色体的细胞。



图 18-11　花斑紫茉莉

紫茉莉枝叶的这种性状是怎样向后代传递的呢？为了研究这一问题，用紫茉莉不同枝条上的花相互授粉，得到的结果如表 18-5 所示。

从上述杂交实验的结果可以看出，紫茉莉 F_1 植株的颜色，完全取决于种子产生哪一种枝条，而与花粉来自哪一种枝条无关。也就是说，F_1 的性状，完全是由母本决定的。像这样，具有相对性状的亲本杂交，F_1 总是表现出母本性状的遗传现象，叫做母系遗传。母系遗传是细胞质遗传不同于细胞核遗传的一个主要特点(图 18-12)。

表 18-5　紫茉莉花斑植株的杂交

<table>
<tr><th>接受花粉的枝条</th><th>提供花粉的枝条</th><th>种子(F_1)发育成的植株</th></tr>
<tr><td rowspan="3">绿色</td><td>绿色</td><td rowspan="3">绿色</td></tr>
<tr><td>白色</td></tr>
<tr><td>花斑</td></tr>
<tr><td rowspan="3">白色</td><td>绿色</td><td rowspan="3">白色</td></tr>
<tr><td>白色</td></tr>
<tr><td>花斑</td></tr>
</table>

续 表

接受花粉的枝条	提供花粉的枝条	种子(F_1)发育成的植株
花斑	绿色	绿色、白色、花斑
	白色	绿色、白色、花斑
	花斑	绿色、白色、花斑

除紫茉莉外，植物中的藏报春、玉米、棉花等叶绿体的遗传，以及高粱、水稻等雄性不育的遗传，微生物中链孢霉线粒体的遗传等都有母系遗传现象。

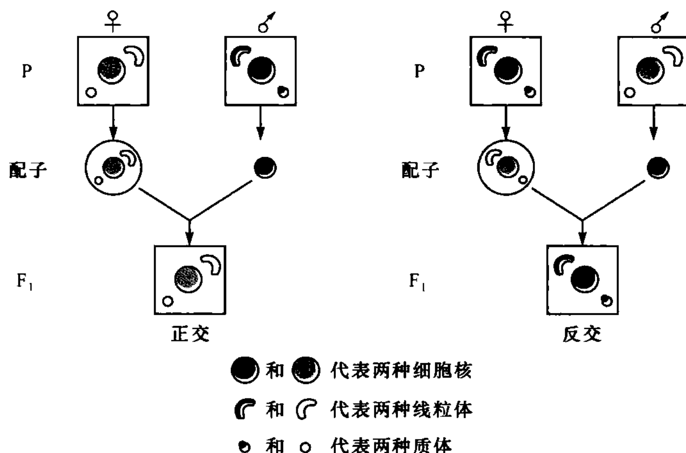


图 18-12 母系遗传与核遗传正反交比较

(二)细胞质遗传的特点

根据上述例子，可以看到细胞质遗传主要有以下两个特点：

1. 遗传方式表现为母系遗传，而不是孟德尔式的 细胞学的研究表明：卵细胞中含有大量的细胞质，而精子中只含有极少量的细胞质。这就是说，受精卵中的细胞质几乎全部来自卵细胞。这样，受细胞质内遗传物质控制的性状实际上是由卵细胞传给了子代，因此，子代总是表现出母本的性状。

2. 杂交后代一般不出现一定比例的分离 因为在进行减数分裂产生生殖细胞的过程中，细胞质中的遗传物质不能像核内的遗传物质那样进行有规律的分离，而是随机地、不均等地分配到子细胞中去。细胞质遗传的物质基础就是真核细胞的细胞质中，有线粒体甚至有叶绿体。线粒体和叶绿体中的 DNA 都能够进行自我复制并进行转录和翻译。

母性影响(又称迟延遗传)和母系遗传统称为母性遗传，即遗传的性状与雄性生殖细胞无关，只是通过雌性生殖细胞而遗传的现象。

第四节 数量性状遗传

一、数量性状与质量性状

根据变化规律和表型特征，性状可分为两大类：质量性状和数量性状(表 18-6)。质量性状指在一个种群内的各个体间表现出不连续变异的性状，如孟德尔所研究的豌豆高茎与矮茎、种子圆粒与皱粒等七对相对性状。数量性状指在一个种群内的各个体间表现出连续变异的、能够度量的性状，一些极为重要的经济性状如作物产量、生育期、籽粒重等都是数量性状，对其研究具有重要的实际意义。数量性状在生物全部性状中占很大的比例。

表 18-6　数量性状与质量性状的主要区别

区别项目	质量性状	数量性状
举例	豌豆种子的形状:圆粒与皱粒	豌豆种子的千粒重
变异的连续性	不连续,能明确归类	连续,用数字描述,无法明确归类
杂种一代(F_1)的类型	表现出亲本中的显性性状(完全显性)或中间类型(不完全显性)	往往表现出两个亲本的中间类型,也可能是部分显性或无显性,有时还会表现出超显性(杂种优势)
环境的影响作用	较小	较大
杂种后代各变异类型的个体数分布	可直接用孟德尔定律来分析	呈正态分布
支配性状的基因数目	一对等位基因	多对等位基因(一般在 10 对以上),单个基因作用微小,其作用效果可以累加

人类的一些常见疾病如糖尿病、精神分裂症、胃溃疡、高血压和先天性畸形(如脊椎裂、无脑儿、先天性幽门狭窄和髋关节脱位等)的发病都有家族聚集的倾向,而且患者亲属的发病率往往明显高于普通群体。研究表明,这类疾病的发生是多对基因和环境因子相互作用的结果,称为多基因遗传病。

二、数量性状的多基因效应

(一)多基因假说

1908 年瑞典学者尼尔逊一爱尔后(Nilson-Ehle)在研究小麦籽粒种皮颜色遗传时,发现了不同于一般质量性状遗传的现象。根据实验结果,他提出了数量性状的多基因假说,其要点是:

1. 数量性状由多对效应微小的基因控制,因此将这类基因称为微效基因
2. 微效基因的效应是相等而且可相加,故又称为累加基因,后代的分离表现为连续变异。
3. 等位基因间没有显隐性关系,因此 F_1 代大多数表现为两个亲本类型的中间类型。
4. 基因的作用受环境影响较大,所以数量性状易受环境因素的影响。
5. 多基因往往有多效性,一方面对某一数量性状起微效基因的作用,同时对其他性状起修饰基因的作用,成为其他基因表现的遗传背景。
6. 决定数量性状的基因位于染色体上,按分离规律、自由组合规律和连锁规律传递。

这种多基因假说虽然阐明了数量性状遗传的某些现象,但还不能完全解释数量性状的复杂性。例如,支配数量性状遗传的基因之间的效应有的并不是完全相等的,有主效基因与修饰基因之分;同时,基因的遗传效应除加性效应外,还有显性效应、上位效应、基因与环境互作效应,等等。因此,一般都是从基因的总效应去分析数量性状遗传的规律。

(二)多基因效应的累加方式

微效基因的效应有累加作用,但不同生物的不同性状、同一生物的同一性状在不同发育阶段,基因效应的累加方式也有所不同。累加方式基本上有两类,一是按算术级数累加,二是按几何平均数累加。

1. 按算术级数累加　这种累加方式中,F_1 代的性状是两个亲本的算术平均数;在以后世代中,不同的基因型值由基因效应的加减关系所决定。

理论表型值的计算方法是:以完全没有增效基因(使性状值增加的基因)的个体表型值 A 为基本值,以具有最多增效基因(n 个)的个体表型值 B 为最大值,每个增效基因的效应值是:$(B-A)/n$。

2. 按几何平均数累加

累加值="F_1 代的表型值÷基本值"的开 n 次方根。式中的 n 为 F_1 代的增效基因数

F_1 代的表型理论值="甲亲本表型值×乙亲本表型值"的算术平方根

后代各种基因型的表型值=基本值×(累加值)^m。m 为某基因型个体中的增效基因数。

三、分析数量性状的基本统计方法

由于数量性状呈连续变异，因此观察结果是一系列的数字资料，必须用基本的统计方法进行处理。

（一）平均数

平均数是对某一数量性状的多个观察值的平均，反映群体的平均表现，用 $\bar{x}$ 表示。

（二）方　差

平均数只反映出群体的平均表现，不能反映群体的离散程度。如 F_1 玉米穗长的平均数为 12.116cm，F_2 玉米穗长的平均数为 12.888cm，相差不多。但是 F_1 最短穗长为 9cm，最长为 15cm，与平均数相差较小；而 F_2 最短穗长为 7cm，最长为 19cm，与平均数相差却较大。方差则是反映群体离散程度的统计参数，以 S^2 表示：

$$S^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(x_i - \bar{x})^2}{n} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2$$

其中，x 为各个具体样本的数值，n 为统计的总样本个数。方差是正值，方差大，说明观察值与平均数的偏差大；方差越小，说明观察值与平均数的偏差小。

（三）标准差（SD）和标准误（SE）

标准差是方差的算术平方根，表示单个变数的变异范围。标准误是方差的平均数的平方根，表示平均数的可能变异范围。

$$\mathrm{SD} = \sqrt{S^2} \qquad \mathrm{SE} = \sqrt{\frac{S^2}{n}}$$

生物资料的数量表示一般用 $\bar{x}\pm\mathrm{SD}$ 或 $x\pm\mathrm{SE}$，这种表示能较全面地反映数量性状的表型特征。

四、遗传率

在多基因决定的数量性状遗传中，衡量遗传因素所起作用的程度称为遗传率又称遗传力（h^2），一般用百分率来表示。遗传率是一个统计概率，用于群体，而不是用于个体。例如人的身高的遗传率为 50%，这并不是说某一个人的身高一半是由遗传决定的，另一半是由环境决定的；而应该说人群中身高变异的 50% 是由该人群中个体之间的遗传差异造成的，其余的 50% 与环境因子的差别有关。遗传率的估计只适合于遗传上没有异质性，而且也没有主基因效应的性状。

（一）广义遗传率

表型是由遗传物质和环境相互作用决定的。可遗传的变异（称遗传变异）是总的表型变异的一部分，表型变异的其余部分就是环境引起的变异（称环境变异）。由于方差可用来测量变异的程度，所以各种变异都可用方差来表示，表型变异用表型方差 V_P 表示，遗传变异用遗传方差 V_G 表示，环境变异则用环境方差 V_E 表示。表型方差包括遗传方差和环境方差两部分，所以

$$V_P = V_G + V_E$$

遗传率（h^2）是遗传方差在总的表型方差中所占的比例，所以

$$h^2 = V_G \div V_P = V_G \div (V_G + V_E)$$

从公式中可看出，如果环境方差小，遗传率就高，表示表型变异大都是可遗传的。当环境方差较大时，遗传率就下降，表示表型变异大都是不遗传的。

广义遗传率指遗传总方差（包括相加效应方差 V_A 和显性效应方差 V_D 等）在杂种后代表型方差中所占的百分率。由于基因在杂合状态时表现出的差异中，只有 V_A 部分可以遗传，V_D 部分在基因处于纯合状态时要消失，所以，由基因的显性效应所表现出的差异在选择上不可能有什么效果，只有相加效应那一部分才是可靠的。因此，把 V_A 和 V_D 都算在一起作为遗传方差时，称为广义遗传率，记作 h_B^2。

（二）狭义遗传率

狭义遗传率是指只计算基因的相加效应的方差 V_A 在总的表型方差中所占百分率，记作 h_N^2。

总的来说，遗传率高的性状，选择才比较容易；否则就很难选择。在育种时，如通过杂交等方法增加性状的遗传变异，同时又力求饲养或栽培条件取得一致，以降低环境变异，这样遗传率增大，育种进程得以加

速。一般认为，遗传率在20%～50%为中遗传率，20%以下为低遗传率，50%以上为高遗传率。

五、近亲繁殖与杂种优势

有性生殖是动、植物繁殖的普遍形式，包括杂交和近交。广义的杂交指基因型不同的个体之间的交配，产生某些双亲基因重组的个体。近交，或称近亲繁殖指具有亲缘关系的个体间的杂交，包括亲表兄、半同胞（同父或同母的兄妹）、全同胞（同父母的兄妹）、回交（父女或母子间）和自交等。

（一）近交的遗传效应

近交的遗传效应可用近交系数表示，记作 F，是指一个个体从它的某一祖先那里得到一对纯合的、等同的，即在遗传上是完全相同的基因的概率。

1. 自交的遗传效应

(1)杂合体通过自交可导致后代基因的分离，使群体的遗传组成迅速趋于纯合。在逐代自交的过程中，杂合体比例按 $(1/2)^n$ 依次减少，纯合体比例按 $1-(1/2)^n$ 依次增加（n 表示自交代数）。但不管自交多少代，群体也不可能完全由纯合子组成，总有杂合子存在。此外，纯合体增加的速度不仅与自交代数有关，还与等位基因的对数有关。在同一自交世代，等位基因对数越多，纯合子的比例越少；等位基因对数越少，纯合子的比例越多。可见获得数量性状纯系是很难的。

(2)由于自交导致等位基因的纯合，可能使隐性有害性状表现而产生严重后果。比如，使后代生活力降低、繁殖力低下、抗逆性减弱等。但另一方面，通过严格选择，淘汰有害基因，则可育成优良品系。

(3)可使遗传性状重组和稳定。

2. 回交的遗传效应

(1)连续回交可使后代的基因型中逐代增加轮回亲本的基因组分，减少非轮回亲本的基因组分。回交所用的亲本称为轮回亲本，未被用来回交的亲本称为非轮回亲本。

(2)回交也可导致等位基因纯合，并且是定向地纯合化。自交导致的纯合是非定向的。

（二）杂种优势

杂种优势这个名词是1911年由沙尔首先提出的，它一般都涉及数量性状。杂种优势有两种概念：一种是认为杂种的表现超过两亲本的平均值的现象；另一种则认为，只有杂种的表现超过最优亲本时才称得上真正的杂种优势。

1. 杂种优势的特点

(1)它涉及的不是某一两个性状，而是许多性状。凡表现杂种优势的组合，其生长势、抗逆性、产量和适应性等均有优势。

(2)它的优势大小取决于双亲性状间的相对差异和互补程度。在一定范围内，其差异越大优势就越强。

(3)亲本基因型的纯合度高，优势强；纯合度低，优势弱。

(4) F_1 优势最明显，F_1 自交后衰退。

2. 杂种优势的遗传理论

(1)显性假说　1910年由布鲁斯和琼斯提出。认为显性基因有利于个体的生长和发育，相对的隐性基因不利于个体的生长和发育，杂种优势是对生长和发育有利的显性基因相互补充的结果。

(2)超显性假说　1911年首先由沙尔提出，认为杂种优势是基因型不同的配子结合后产生的一种刺激发育的效应。1918年伊斯特认为，某些基因座上的不同的等位基因（A_1，A_2）在杂合体中发生互作有刺激生长的功能，因此杂合体（A_1A_2）比两种亲本纯合体（A_1A_1 或 A_2A_2）显示更大的生长优势。超显性假说强调的是等位基因的异质效果，与显隐性无关。

六、平衡致死系统

平衡致死系统也称永久杂种。在平衡致死系统中，一对同源染色体的两个染色体分别带有一个座位不同的隐性致死基因（图18-13），这两个致死基因始终处在不同的染色体上，从而以杂合状态保存，不发生分离。平衡致死系统利用倒位的交换抑制效应，可以保存带有致死基因的品系。所以要保持一个平衡致死系统，必须满足下面两个条件：

(1)一对同源染色体的两个染色体上各带有一个座位不同的隐性致死基因。

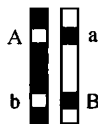


图 18-13　平衡致死

系统中的隐性致死基因与显性存活基因的连锁关系

注:a 和 b 都是隐性致死基因;aa 或 bb 的个体不能存活

(2)这两个非等位的隐性致死基因始终处于 2 条同源染色体的不同染色体上。要满足第二个条件,通常要有一个"交换抑制因子",使两个非等位的致死基因不致由于交换而集中在一个染色体上。

因此,具有这类基因的个体,在自然界中都是杂合的。

第五节　微生物遗传

微生物的遗传与其他生物的遗传其实质是相同的,但也有其特殊性。具体分以下两方面介绍。

一、细菌的基因转移和重组

细菌基因转移有多种形式,其中主要有三种:接合、转化和转导。它们的共同点是:基因转移导致遗传重组。差异之处是:获得外源 DNA 的途径不同。

(一)接　合

接合是指供体菌和受体菌的完整细胞互相接触产生接合管,通过接合管而进行较大片段的 DNA 传递的过程。

1. 大肠杆菌杂交实验　Lederberg 和 Tatum 于 1946 年筛选出了两种不同营养缺陷型的大肠杆菌。当这两种菌分别培养时都没有菌落产生,当这两种菌充分混合后再进行培养结果出现了原养型菌落。进一步研究发现,上述原养型菌落的形成是由两个不同营养缺陷型的大肠杆菌细胞接合以后发生基因重组的结果,并且大肠杆菌遗传重组过程是单向过程,基因转移有极性。Hayes 根据致育性将大肠杆菌分成两群:F^+(雄性菌)为供体菌和 F^-(雌性菌)为受体菌;前者含有质粒 F 因子,后者没有 F 因子。

2. 接合菌株与 F 因子

(1)F 因子　又称为性因子,是小分子 DNA。它控制着大肠杆菌性菌丝的形成。F 因子可游离于核区之外,也可以被整合在核 DNA 中(图 18-14)。

(2)F^+ 菌　F 因子独立于核区外,可独立于核 DNA 进行自主复制。

(3)Hfr 菌　即高频重组菌,其 F 因子被整合在宿主染色体 DNA 中,并与宿主染色体 DNA 同步复制。Hfr 菌与 F^- 菌杂交(图 18-15),比 F^+ 菌与 F^- 菌杂交所形成原养型重组体的频率高得多。

(4)F′菌和 F′因子　具有 F′因子的大肠杆菌称为 F′菌。在 Hfr 菌中,F 因子从染色体上脱落时带上宿主的遗传因子,这时的 F 因子称为 F′因子。

3. F^+ 菌与 F^- 菌杂交　通过 F^+ 菌产生的性菌丝把两者连接在一起,并在细胞间形成接合管,F 因子通过接合管进入受体细胞,使重组体从 F^- 变成了 F^+ 菌。其主要过程是,F 因子的一条 DNA 单链断裂(有特定位点)、解链、并单向转移进入受体细胞,以此作为模板而形成新的 F 因子;另一条在供体细胞内的 DNA 链也成为模板以滚环模型形式复制;最终供体及受体菌均成为 F^+ 菌。显然这时不涉及供体染色体 DNA 的转移。

(二)转　化

受体细胞从外界吸收了来自供体细胞的 DNA 片段,并与其核 DNA 同源片段进行遗传物质交换,从而使受体细胞获得了新的遗传特性,这种现象称为转化。自然转化的第一步是受体细胞要处于感受态,即能从周围环境中吸取 DNA 的一种生理状态,然后是 DNA 在细胞表面的结合和进入,DNA 分子一般以单链形式进入细胞内并整合到核 DNA 上,因而获得遗传特性的表达。

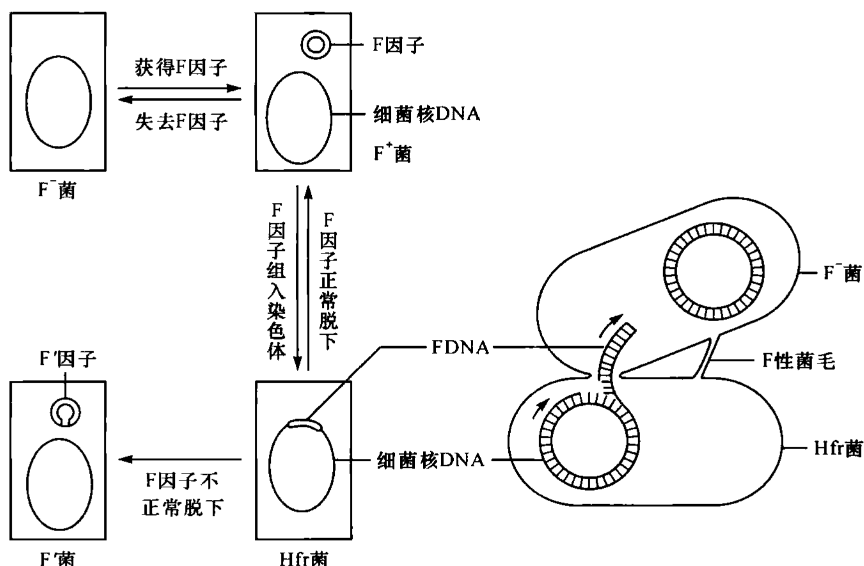


图 18-14　F 因子的存在和转移方式　　图 18-15　Hfr 菌中的核质体向 F⁻ 菌转移

图 18-16(左)中 a 表示感受态的出现过程:细菌生长到一定阶段分泌一种称之为感受态因子的蛋白质,并与细胞表面受体相互作用,诱导一些"感受态－特异蛋白"的表达,其中的自溶素能使细胞表面的 DNA 结合蛋白及核酸酶裸露出来,使其具有与 DNA 结合的活性。图中 b 表示线型 DNA 分子的结合和进入细胞:DNA 以双链形式在细胞表面的几个位点上结合并遭到酶的切割,核酸内切酶首先切断 DNA 双链中的一条链,被切断的链遭到核酸酶降解,成为寡核苷酸释放到培养基中,另一条链与"感受态－特异蛋白"结合,以这种形式进入细胞,并通过同源重组以置换的方式整合进受体核 DNA 上,经复制和细胞分裂后形成重组体(图 18-16 右)。

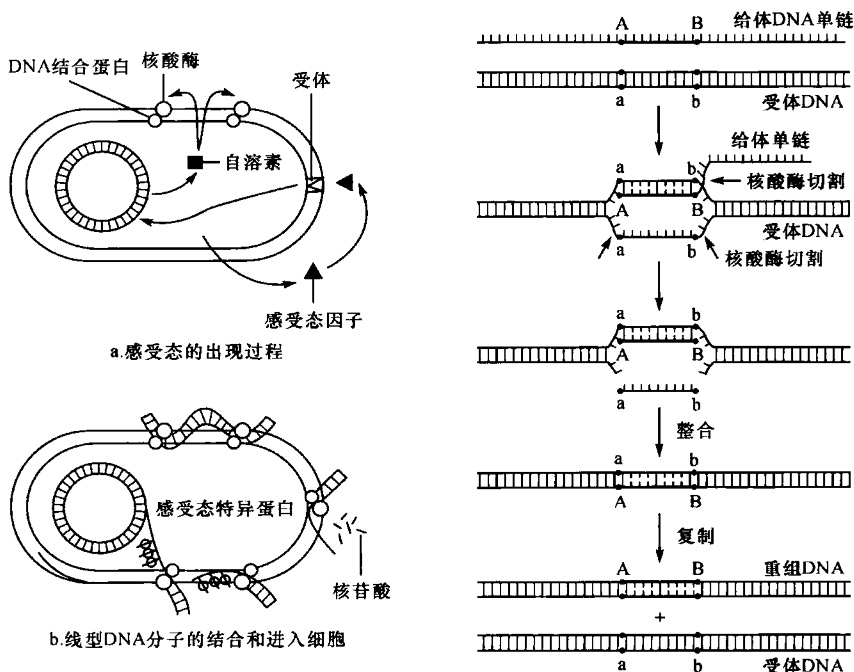


图 18-16　细菌的转化模型(左)和外源 DNA 单链的整合(右)

自然感受态除了对线形核 DNA 分子的摄取外，也能摄取质粒 DNA 和噬菌体 DNA，后者又称为转染。

（三）转　导

通过完全缺陷或部分缺陷的噬菌体为媒介，把一个细胞（供体细胞）的 DNA 片段转移到另一个细胞（受体细胞）中，并使后者发生遗传变异的过程，称为转导（图 18-17）。

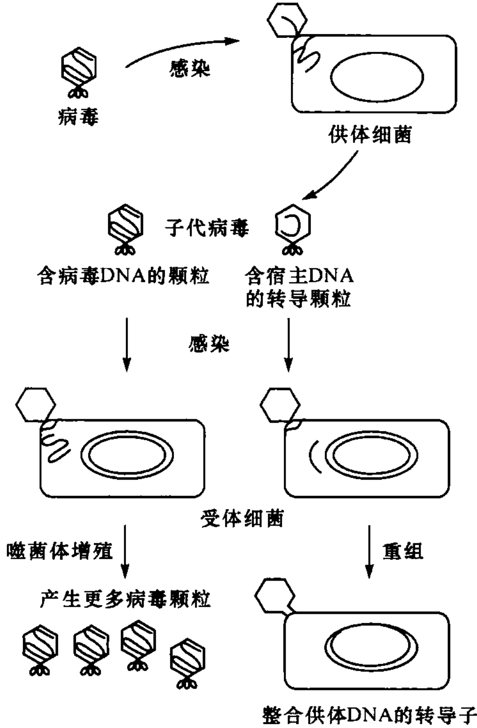


图 18-17　普遍性转导示意图

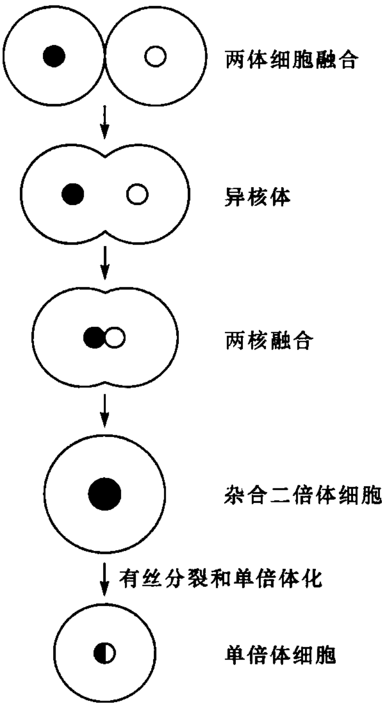


图 18-18　准性生殖过程

二、真核微生物的基因重组

真核微生物的基因重组包括有性生殖、准性生殖和原生质体融合

（一）有性杂交（有性生殖）

真菌的有性生殖和性的融合发生于单倍体核之间。大多数真菌核融合后进行减数分裂，并发育成新的单倍体细胞。

（二）准性生殖

准性生殖包括三个阶段（图 18-18，表 18-7）：异核体形成、核融合和杂合二倍体的形成、有丝分裂和单倍体化。

表 18-7　准性生殖与有性生殖的比较

项　目	准 性 生 殖	有 性 生 殖
参与接合的亲本细胞	形态相同的体细胞	形态或生理上有分化的性细胞
独立生活的异核体阶段	有	鞭毛菌和结合菌无， 子囊菌和担子菌有
接合后双倍体的细胞形态	与单倍体基本相同	与单倍体明显不同
双倍体变为单倍体的途径	通过有丝分裂	通过减数分裂
接合发生的概率	偶然发现，概率低	正常出现，概率高

1. 异核体形成　用2个不同营养缺陷型突变株的混合孢子，大量接种到基本培养基表面，可得到少量原养型菌落，在这些菌落中的某一条菌丝或一个细胞内同时具有两种或两种以上基因型的细胞核，则称为异核体。

2. 核融合和杂合二倍体的形成　核融合是指异核体内2个不同基因型的单倍体细胞核在繁殖过程中融合成1个二倍体细胞核的过程。这个机会是很少的。杂合二倍体是指细胞核中含有2个不同来源染色体组的菌体细胞。

3. 有丝分裂和单倍体化　杂合二倍体极不稳定，在其进行有丝分裂过程中，有极少数细胞其同源染色体的两条染色单体之间发生互换，在体细胞有丝分裂时，每次分裂都有可能从二倍体核中失去部分染色体，最后才回复成单倍体核。

第六节　影响基因性状表达的因素

影响基因性状表达的因素有许多，第十七章第四节“基因的表达调控”就有所涉及。大致可区分为基因的因素和非基因的因素。后者包括营养条件、激素、代谢产物等细胞内因素，以及生物体的各种外界因素如温度、光照等，实际上生物体的各种外界因素也是通过影响基因的细胞内因素来实现的。

一、基因因素

基因因素的影响表现在基因间的相互作用。基因一般都不是独立发挥作用的，生物的性状往往不是简单地决定于单个基因的，而是不同的基因相互作用的结果。

（一）等位基因的相互作用

1. 完全显性　一对等位基因在决定生物性状时有明显的显隐性之分。如基因型为Dd的豌豆一定是高茎的，即基因D对d有显性作用。

2. 不完全显性　一对等位基因在决定生物性状时没有明显的显隐性之分，杂合型的性状居于两种纯合个体性状之间。如开红花的紫茉莉(CC)与开白花的紫茉莉(cc)杂交得到开粉红色花的紫茉莉(Cc)。

3. 共显性　一对等位基因在一个个体的发育过程中在同一细胞中同时各自表现出性状出来。如人的ABO血型系统是由3个复等位基因(像这样一条染色体上的一个基因座位有3种或3种以上类型基因的现象称为复等位现象)决定的。其中I^A和I^B两基因为共显性基因，I^i为隐性基因。A型血的人的基因型是I^AI^A或I^AI^i；B型血的人的基因型为I^BI^B或I^BI^i；AB型血的人的基因型为I^AI^B，同一个红细胞上同时具有A和B两种凝集原；O型为I^iI^i。

4. 镶嵌显性　在一个杂合体中的一对等位基因，分别在这个体的不同身体部位各自表现出相应的性状。有的专家赞同将镶嵌显性作为共显性的一种。如异色瓢虫的鞘翅色斑遗传(图18-19)，黑缘型鞘翅的前缘呈黑色，均色型鞘翅的后缘呈黑色。如把纯种黑缘型($S^{Au}S^{Au}$)与纯种均色型(S^ES^E)杂交，在子一代($S^{Au}S^E$)瓢虫中，两亲本的黑色部分都表现出来。

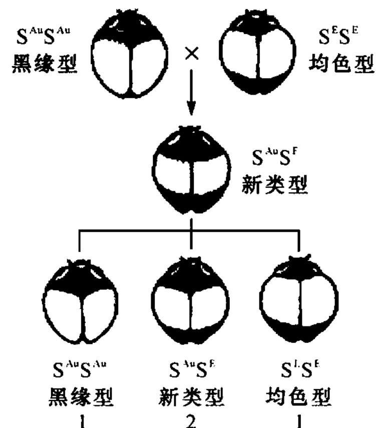


图18-19　瓢虫鞘翅色斑的遗传
黑缘型与均色型杂交，子一代显示镶嵌遗传现象

5. 等位基因的显隐性受环境条件和生理状况的影响　在某些情况下，即使所依据的标准固定，显隐性关系也不是恒定不变的。显隐性关系可以受到环境的影响，或为其他生理因素，如年龄、性别、营养、健康状况等所左右。

如在曼陀罗中，茎的颜色有紫色和绿色两种，它们是一对相对性状。在夏季温度较高时，杂种的茎是紫色的，紫茎是完全显性。但在温度较低，光照较弱时，杂种的紫色就比较浅，紫茎基因已不是完全显性了。可见环境条件改变时，等位基因间的显隐性关系也可相应地发生改变。

在石竹中，花的白色和暗红色是一对相对性状。让开白花的

植株跟开暗红色花的植株杂交，子一代的花最初是纯白的，以后慢慢变为暗红色。这样，在个体发育中，显隐性关系也可以相互转化。

（二）非等位基因的相互作用

非等位基因的相互作用是多种多样的。就一个基因对另一个非等位基因作用的性质而言主要有互补基因、上位基因、修饰基因、质核基因互作等。

1. 互补基因　如果只有在若干非等位基因同时存在才能出现某一性状而其他基因型则表现另一相对性状时，这些基因便称为互补基因。例如，豌豆中C(c)P(p)植株开紫花，ccP(p)或Ccpp或ccpp植株都开白花，这说明基因C和P对于紫色都是必要的，两者中任何一个发生了突变都开白花。这里C和P就是显性互补基因，F_2 的表现型为9∶7；如果是隐性互补基因，F_2 的表现型为15∶1。

2. 上位效应　某对等位基因的性状表现，受到另一对非等位基因的影响，并随着后者基因型的不同而表现出不同的性状。后一对等位基因称为前者的上位基因。如图18-20，在家兔毛色遗传中，基因C和c决定黑色素的形成，而G和g控制黑色素在毛内的分布情况。每一个体至少有一个显性基因C才能合成黑色素，因而才能显示出颜色来，而G和g也只有在这时才能显示作用，G才能使毛色成为灰色。因此，当C存在时，基因型GG或Gg表现为灰色，gg表现为黑色；当C不存在时，即在cc个体中，基因型GG、Gg和gg都为白色。可见，cc的存在让G、g不起作用，基因型cc对G和g为隐性上位基因，其 F_2 的表现型为9∶3∶4。

燕麦的黑颖品系和黄颖品系杂交（图18-21），B的存在让Y与y的作用显现不出来，体现了基因B对Y、y有显性上位效应，因此B是Y与y的显性上位基因，其 F_2 的表现型为12∶3∶1。

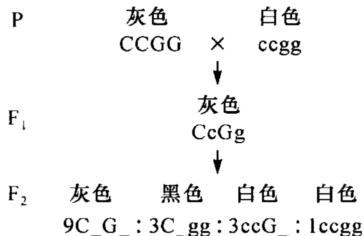


图18-20　家兔毛色的遗传

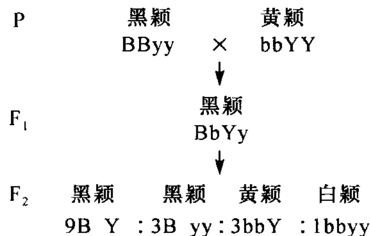


图18-21　燕麦外颖颜色的遗传

3. 修饰基因　一对基因控制一对相对性状，另一对等位基因可以不存在，如果存在也只起到影响前一对等位基因的性状表现程度的作用，即有些基因可影响其他基因的表型程度，这些基因称为修饰基因。根据修饰基因的作用，有加强其他基因的表型效应的，称为强化基因；有减弱其他基因的表型效应的，称为限制基因；还有完全抑制其基因的表型效应的，称为抑制基因。

我们现在举一个表型效应完全被抑制的例子：家蚕有结黄茧的，有结白茧的，这也是品种特征之一。把结黄茧的家蚕品种跟结白茧的中国品种交配，子一代全是结黄茧的，这表示中国品种的白茧是隐性的。但把结黄茧的家蚕品种跟结白茧的欧洲品种交配，子一代全是结白茧的，这表明欧洲品种的白茧是显性的。把子一代结白茧的家蚕相互杂交，子二代结白茧的与结黄茧的比率是13∶3，这是一个新的比例。

这种遗传方式可以用（图18-22）说明。黄茧基因是Y，白茧基因是y。另外还有一个非等位的抑制基因I，有它存在时，可以抑制黄茧基因Y的作用，使Y不能显出作用来。根据这样的假定，黄茧品种基因型是iiYY，显性白茧的基因型是IIyy，两者之间相互杂交，子一代的基因型是IiYy，因为I对Y的抑制作用，Y的作用不能显示出来，所以子一代的表型是白茧。子一代的个体相互交配，子二代中应该9/16是I_Y_，3/16I_yy，3/16是iiY_，1/16是iiyy。同样的，由于I对Y的抑制作用，子二代中表型比是白茧13（＝9＋3＋1）∶黄茧3。



图18-22　家蚕茧色的遗传

4. 质核基因互作　生物的有些性状是由细胞质基因和细胞核基因共同决定的，如水稻雄性不育性状是由质不育基因 S 和核不育基因 rr 共同决定的；如果细胞质有可育基因 N 或(和)核有可育基因 R，则水稻雄性可育。

（三）微效基因的累加作用

决定数量性状，如农作物的高度、产量等的基因常常不是一对而是多对，每个基因只有较小的一部分表型效应，称为微效基因，数量性状是多个微效基因的效应累加的结果。具体在本章第四节中已有详述。

（四）性状的多基因决定

基因之间的相互作用是多种多样的。实际上，也许没有一个遗传性状仅由一个基因所控制。当一个主要基因起作用时，它也受其他基因的影响，尽管这些影响有时很微弱，分析起来十分困难。人类眼睛的颜色就是一例。基因 B 是褐眼，显性；基因 b 为蓝眼，隐性。褐眼人的虹膜具有含黑色素的色素细胞，蓝眼人则不含黑色素。大多数人都可分为褐眼人和蓝眼人两类，眼睛灰色的可视为蓝色的一种，而黑色的可视为褐色的一种。这样就可以认为人类眼睛颜色是由一对等位基因 B、b 所控制。这样解释太简化了，实际这里有许多修饰基因，有的作用于虹膜上色素的数量，有的作用于色素的色调，有的影响其分布（覆盖于整个虹膜，散乱的分布，围绕虹膜外缘一圈等等）。所以眼睛才表现了许多颜色的变异。

（五）基因的多效性

一个性状可以受多个基因的影响，一个基因也可以影响多个性状，称为多效性。例如，鸡的羽毛卷曲、松散，是决定于一对双隐性的纯合子基因的。此种鸡不但羽毛变形，并且不耐低温，只适于高温，脾脏大，血液多，心跳快，消化器官大，产卵量少，总之，代谢及代谢器官都不正常。这种现象是不难理解的，因为生物体发育中各种生理生化过程都是相互联系、相互制约的，基因通过生理生化过程而影响性状。鸡的羽毛变松散，自然要影响鸡的体温，于是一连串反应，如心跳加快、血量增加等一系列变化就出现了。

此外，核基因的选择性表达往往还受启动子、增强子等调控元件以及细胞质相关物质的影响。

二、非基因因素

先看两个例子：

1. 空气和水环境对水毛茛叶形的影响　水毛茛的叶形是由相应基因控制的。同一株水毛茛(图 18-23)，露在空气中的叶片呈扁平状，而浸没在水中的叶片深裂成丝状。

2. 阳光和黑暗对玉米叶色的影响　玉米中有些隐性基因（例如 aa）使叶内不能形成叶绿体，造成白化幼苗，它的显性等位基因 A 是叶绿体形成的必要条件。AA 种子在不见光的暗处发芽，长成的幼苗也是白化；而在光照下发芽，则长成的幼苗就成绿色。由此可见，基因型相同的个体在不同条件下可发育成不同的表型。所以 A 基因不是决定叶绿体形成的必然性，而是决定叶绿体形成的可能性。这个可能性要在一定的条件之下才能实现，光线就是条件之一。具有 A 基因的个体，也就是说 AA 或 Aa 个体，非但有可能形成叶绿体，也有可能不形成叶绿体，只要不给光线，就能实现这后一种可能性。

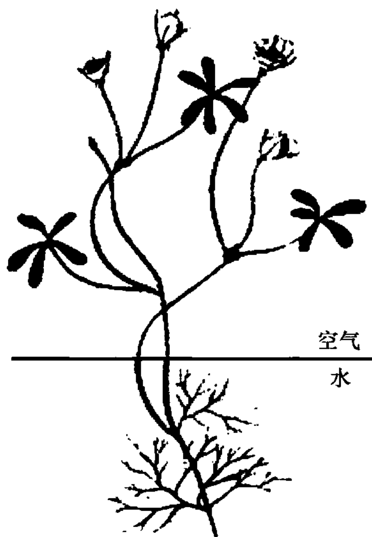


图 18-23　水毛茛

由上述两例可以看出，基因型不是决定着某一性状的必然实现，而是决定着一系列发育的可能性，究竟其中哪一个可能性得到实现，要看环境而定。也就是说，生物性状的表达，就其内因就是相应的基因，外因就是环境条件；换句话说，基因的性状表现受环境条件的影响。从远古时代起，人们就知道，生物体必须在一定的环境中发育，人和动物必须吃东西才能生长发育，因此各种性状特点也必须在一定的环境条件之下才能实现。

就某一具体的基因来说，环境条件有生物体内部的环境条件和生物体外界的环境条件。前者诸如激素和营养条件等；后者指阳光、温度、水、空气等，如上述两例就属于外界环境条件的作用。

对一个基因的效应来讲，其余基因的作用与外界环境条件的作用在本质上也有相似之处，因为其余基因对这个基因所起的各种作用，也无非是造成一定的细胞内部环境，而外界环境条件要影响基因效应，也必须通过造成一定的细胞内部条件来实现。

但环境条件的作用与基因的作用有一重要区别。对一般生物来讲，几乎任何外部环境条件都可以在一定范围内任意变动，但个体的基因型却在其亲代配子受精时就决定了。因此可以说，生物体的基因型是发育的内因，而环境条件是发育的外因。表型是发育的结果，是基因型与环境相互作用的结果。

这个结论当然符合一般生产常识：有了好的品种，还必须有合适的生活条件；同时也澄清了一个概念：我们不能说哪些性状（或变异）是遗传的，哪些性状（或变异）是不遗传的；只能说在某一特定条件下，个体间性状发育的差异主要是由基因型的差异所决定，还是主要由环境条件的差异所决定。事实上，生物体没有一个性状，它的发育是与遗传无关的，也没有一个性状，它的发育是与环境条件无关的。

第十九章 遗传物质的改变

生物遗传物质的改变有三种类型:①染色体畸变,能改变基因的数目和基因之间的空间相对位置;②基因重组,能改变基因之间的组合或基因的连锁关系;③基因突变,能改变基因的类型。其中,基因突变已在第十七章作过介绍。

第一节 染色体畸变

染色体畸变亦称染色体突变,指染色体数目或结构的改变。

一、染色体数目的畸变

绝大多数真核生物的体细胞内含有 2 套染色体组,称为二倍体($2n$)。染色体数目变异的常见类型如表 19-1 所示。

表 19-1 染色体数目变异的常见类型

类　别	名　称	符　号	实　例
整倍体	单倍体	n	雄蜂、花粉植株
	二倍体	$2n$	雌蜂、水稻
	三倍体	$3n$	香蕉、黄花菜
	同源四倍体	$4n$	马铃薯
	异源四倍体	$2n=4X$	烟草
	异源六倍体	$2n=6X$	普通小麦
	异源八倍体	$2n=8X$	小黑麦
非整倍体	单体	$2n-1$	
	缺体	$2n-2(1)$	
	三体	$2n+1$	人类 21 三体患儿
	双三体	$2n+1+1$	
	四体	$2n+2(1)$	

(一)非整倍性畸变

体细胞染色体数目的变异是以配子中个别染色体的增减为基础的变异为非整倍体畸变。

1.单体性　$2n$ 体细胞中某同源染色体只有一条,即 $2n-1$,绝大多数生物单体型畸变不能成活。人类特纳氏综合征缺少一个 X,染色体核型为 45,XO。此人表型为女性,可以成活,但幼稚畸形,不能生育。患者携带的 X 染色体 75%可能是母亲提供的,只有 25%可能是父亲的。患病原因是父亲的精子在形成的过程中,在减数分裂时发生性染色体不分离,形成无性染色体精子,当该精子与正常卵子受精后形成 XO。

2.缺体性　$2n$ 体细胞中缺少了一对同源染色体即 $2n-2$,这类畸变的生物不能存活,但癌细胞可能存活。

3.三体性　$2n$ 体细胞中某同源染色体成为三条染色体的现象,即 $2n+1$。常见的人类三体综合征有 21 三体(Down 氏综合征)、18 三体(Edward 三体综合征)和 13 三体(Patau 氏综合征)。21 三体即第 21 对同源染色体多了 1 条染色体,表现为先天愚型。

4.多体性　$2n$ 体细胞的某同源染色体的数目在三条以上的现象,如人类染色体常见的多 X 畸变,如 48,XXXX;49,XXXXX 等。

产生非整倍性个体的主要原因是在生殖母细胞经减数分裂形成配子时或在受精卵的卵裂过程中染色体复制和分配异常所致，而主要的是由减数分裂后期Ⅰ某一对同源染色体不分离或后期Ⅱ某一染色体的两个染色单体不分离引起的。如果不分离发生在配子形成过程中，就会形成 $n+1$ 或 $n-1$ 类型的配子。当这些配子与正常配子(n)结合，发育成单体性($2n-1$)或三体性($2n+1$)个体。如果不分离发生在受精卵经卵裂形成早期胚胎过程中，有可能在同一个体中出现单体性和三体性的嵌合体。

（二）整倍性畸变

1.染色体组的倍性　具有一个染色体组的细胞和由这样细胞组成的个体称为一倍体；由合子发育而来且具有两个染色体组的细胞或个体称为二倍体($2n$)；具有三个或三个以上染色体组的细胞或个体统称为多倍体。

许多生物的染色体组来源于若干个祖先种（又称为基本种），每个祖先种的染色体组称为基本染色体组（以 X 表示）。相应地把包含若干基本染色体组的复合物种称为异源多倍体物种，其复合体细胞中染色体组为 $2n=2\sum X$，例如，普通小麦的染色体组包含三个基本染色体组，它的体细胞中染色体组数为 $2n=2X_1+2X_2+2X_3=6X$，所以普通小麦为异源六倍体植物。

值得注意的，无论二倍体，同源多倍体和异源多倍体植物，在单性生殖的情况下，能够形成含有本物种配子中染色体数目的个体，如普通小麦的花粉植株；某些动物的孤雌生殖也能产生体细胞中含有本物种配子中的染色体数目的个体。像这种由生殖细胞（如卵、花粉）直接发育而来的细胞或个体，无论含有几个染色体组，在遗传学上都称之为单倍体。配子细胞也可以称为单倍体细胞。

2.多倍体与单倍体的特征和来源

(1)多倍体与单倍体的特征　与二倍体相比较，多倍体的整个植株及其各个器官都有增大的趋势，如四倍体水稻的千粒重是二倍体水稻的二倍。多倍体的生理代谢活动性增强，糖类、蛋白质及其他产物的含量增高，如四倍体水稻的蛋白质含量提高了 5%～50%。多倍体的生长和发育一般延迟，如四倍体玉米可能为二年生或多年生。同源多倍体的结实率一般降低，如一个二倍体番茄果实内平均种子数为 100～130 粒，而同源四倍体番茄果实的平均种子数只有 10～30 粒，这与同源多倍体不易正常联合有关。此外，多倍体的抗逆性增强。

与二倍体相比较，单倍体植株的生长势弱、株形细小、偶有白化苗出现。除来源于同源多倍体的单倍体外，单倍体减数分裂时染色体无规律地分配到配子中去，形成有效配子的几率几乎为 0，因此单倍体表现高度不育，在生产上没有直接利用的价值。来源于二倍体物种和复合物种的单倍体，其基因型总是单一而纯质的，只要自发地或人为地使其染色体加倍，便可获得纯合基因型的个体。

(2)多倍体和单倍体的来源　自然界的单倍体是二倍体或多倍体单性生殖的结果。二倍体的体细胞中染色体加倍形成同源多倍体。种间杂种体细胞中染色体加倍则形成异源多倍体。此外，二倍体在减数分裂中可能形成染色体异常的精子或卵细胞，异常配子融合后可能形成三倍体或同源四倍体。

天然多倍体植物主要是受外界条件剧烈变化的影响而形成的。如原始生殖细胞减数分裂时，骤变温度能使联会的同源染色体不分离，或者分开的染色单体共存于一个性细胞中，结果形成未减数的配子。温度骤变也能使体细胞的有丝分裂过程受阻，使体细胞染色体加倍，如使二倍体植株的某个部位的分生组织幼芽形成多倍体。

自然界中多倍体植物的种类明显多于多倍体动物。一个非常重要的原因是自花传粉的植物类型很多，植物的顶芽一个体细胞染色体加倍，可能产生一朵染色体加倍的花，甚至产生一个或多个染色体加倍的枝条，通过自花传粉便有更多的机会将染色体加倍的这种变异遗传给后代；动物自交的种类极少，一般动物的体细胞染色体加倍的这种变异是不能遗传给后代的。此外，植物无性繁殖也比动物普遍，染色体加倍的变异可通过无性繁殖得到遗传。

3.染色体倍性在育种上的应用　染色体倍性在育种上被广泛应用。采用人工诱导方法获得多倍体植物，再利用其变异选育新品种称为多倍体育种。如用一定浓度的秋水仙素或富民农药物，处理萌发种子、幼苗或新芽的分生组织，抑制分裂细胞的纺锤丝形成，但没有影响着丝点的分裂，使复制后染色体共存一个细胞内，从而获得染色体加倍的细胞，并由此培育成多倍体植株。如三倍体无籽西瓜、三倍体甜菜和茶树，以及异源八倍体小黑麦等都是采用上述方法育成的。此外，用原生质体融合方法将两个物种的体细胞融合在一起，也能诱导形成异源多倍体。

在育种工作中，用花药离体培养获得单倍体植株，再用秋水仙素等处理单倍体植株得到二倍体纯系，以其作为育种材料培育新品种称为单倍体育种。利用这种方法，我国已在水稻、小麦、玉米和甜椒等作物中育成一批优良品种，在生产上获得显著的经济效益。

二、染色体结构畸变

染色体结构发生畸变时，可使个体发生遗传变异。各种染色体结构的变化都源于染色体断裂。染色体断裂后，2 个断裂端可重新结合，恢复原来状态（重建），断裂段也可和另一染色体断裂段相连（非重建性愈合）。此外，不带着丝点的断裂段常常在细胞分裂时失去。总之，染色体断裂导致的畸变主要有下列 4 种（图 19-1）。

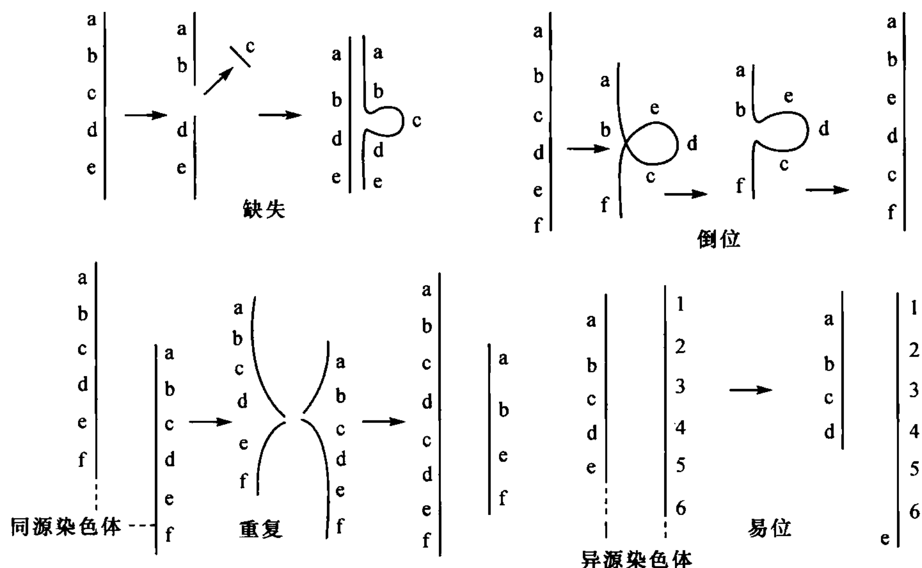


图 19-1　染色体畸变

（一）缺　失

一条染色体断裂而失去一段，在联会时，同源染色体就可能出现环状折叠。出现染色体缺失是对基因进行定位的最好机会，只要看一看缺失后出现了什么新的表型或不正常的病态，就可知道缺失的染色体段上存在着与新的表型或病态的出现有关的基因了。还应指出，如果失去的基因是显性的，同源染色体上保留下来的是隐性的，这一本来不能显出的隐性性状就能显出来了。

（二）重复

一条染色体的断裂片段连到同源染色体的相应部位，结果后者就有一段重复基因。重复临床表型取决于重复发生的部位和程度，如猫眼综合征就是第 22 号染色体长臂发生重复。重复对生物进化有重要作用，因为“多余”的基因可能会有多个方向的突变，但通常又不至于损害细胞和个体的正常机能。突变的结果可能使“多余”的基因成了一个能执行新功能的新基因，从而为生物适应新环境提供了机会。

果蝇复眼的小眼面数目是由棒眼基因（BB）决定的。正常果蝇的复眼是卵圆形，棒眼基因使果蝇复眼中的小眼面减少，因而眼缩小成棒状。如果染色体含棒眼基因的部分重复，这一基因增加了一个，小眼的数目就可以更进一步减少。

（三）倒位

一条染色体断裂片段，位置倒过来后再接上去。结果使染色体上原有的基因序列发生变化，因而影响相关基因的表达。倒位的结果基因没有损失，但是联会时两同源染色体很难成对，因而很少发生交换和染色体重组。

（四）易位

染色体发生断裂，断裂片段接到了非同源染色体上的现象叫易位。结果打破了某些基因之间的连锁关

系并使某些配子染色体不完整，造成后代不育或个体严重疾病。人慢性粒细胞白血病（血癌），是由于 22 号染色体中的一条染色体长臂断裂，断裂片段易位到第 9 号染色体中的一条长臂上。

染色体结构的改变，严重的可以造成死亡。特别是缺失，如果当两个同源染色体相同部分都缺失时，某些基因就都不存在，这就可以造成死亡。多数情况是造成遗传病变，如儿童的猫叫综合症就是由于第 5 对染色体短臂缺失所致。必须指出，染色体畸变，无论是数目还是结构的改变，实际上只改变了生物个体中的基因间的空间关系或数目，没有改变物种的基因种类，也就是基因结构没有发生改变（即基因突变）。

第二节　基因重组

基因重组就是在原有基因类型的基础上，任何造成细胞基因型变化或基因在 DNA 分子上重排的过程。因此，就发生的层次来说，基因重组有 DNA 分子水平和细胞水平两个层次。DNA 分子水平的基因重组，就是在原有基因类型的基础上，基因在 DNA 分子上发生排列顺序上的变化。细胞水平的基因重组，就是由于细胞整体的行为变化而发生的基因在整个细胞中发生重新组合的过程。因此，基因重组的结果使特定细胞中的基因种类、数量或在 DNA 分子上的排列顺序发生可遗传的改变，都可能会导致细胞代谢发生变化而影响生物性状的表现。

基因重组的主要途径可归纳为图 19-2。

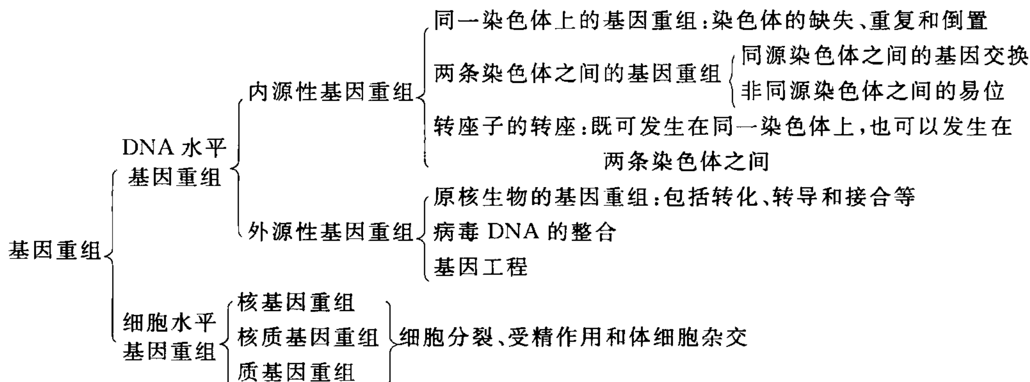


图 19-2　基因重组的主要途径（一）

其中，内源性基因重组就是在同一个细胞中的基因发生重新组合的过程。外源性基因重组就是外界基因进入细胞后并与核 DNA 重组的过程。基因工程和体细胞杂交是人为发生的基因重组，其他的基因重组途径都是在自然状态下发生的，因此又可将基因重组的主要途径归纳为图 19-3。

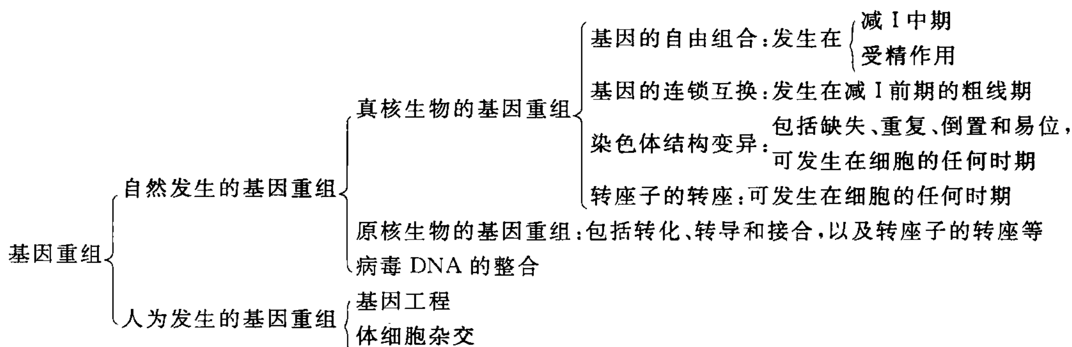


图 19-3　基因重组的主要途径（二）

染色体的缺失、倒置、重复和易位都会使相关 DNA 分子上的基因发生排列顺序上的变化，改变了特定基因与周围基因的空间位置和功能关系，因而可能会影响基因表达。

如果细胞质中的各个质体或（和）线粒体所含的遗传物质有差异，细胞分裂时由于细胞质的随机性分配

而实现质基因和质核基因重组：一个细胞如果含有DNA有差异的质体n种和线粒体m种，这种类型的细胞经细胞分裂产生的细胞种类最多可达2^{n+m}种，如紫茉莉花斑植株的细胞具有不同DNA的质体有2种、线粒体1种，则这种细胞分裂能产生8种类型的细胞。如果核基因是杂合的，设有p对等位基因，则通过减数分裂最多可产生2^p种具有不同核基因型的细胞。这样，质核基因重组最多可产生2^{n+m+p}种细胞。

杂合体高茎豌豆(Dd)自交能产生3种核基因型的个体。具有p对核等位基因的二倍体的杂合体，最多能产生2^p种具有不同核基因型的雄配子或(和)雌配子，经雌雄配子的自由结合就可以产生比配子种类(2^p种)多得多的3^p种核基因型的子代。可见，受精作用也是实现核基因重组的重要途径。受精作用还能实现质核基因的重组，如三系水稻的杂交育种：♀不育系S(rr)×♂恢复系N(RR)→杂交种S(Rr)。

有的DNA病毒如温和噬菌体侵入寄主细胞后，其DNA可整合到寄主的核DNA上；逆转录病毒如HIV病毒侵入寄主细胞后，逆转录成的cDNA也能整合到寄主的核DNA上。

第二十章　生命的起源

按现在流行的观点，我们所观察的宇宙诞生于150亿±30亿年前的一次突发性大爆炸。地球在大约45亿年前诞生，当时地球表面是非常炽热的，各种物质都处于熔融状态，那时是绝对没有生命的。因此，地球上的生命史包括了从非生命到有生命的生命起源（即化学进化阶段）和生命出现以后的生物进化阶段，如图20-1所示。

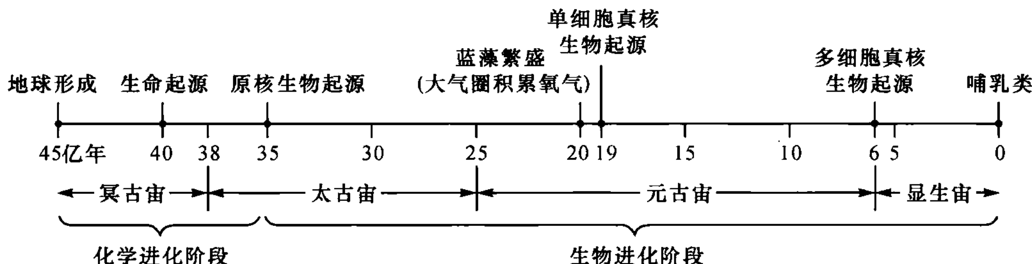


图20-1　地球年龄和生物进化

一、关于生命起源的众多假说

关于地球上生命的由来有种种不同的解释，具有代表性的主要有以下几种假说。

（一）神创论

神创论认为地球上的一切生物都来自神的创造或超智者的设计。圣经旧约《创世纪》就是最典型的一个代表，其中描述了上帝在6天之内创造了包括宇宙、陆地、海洋、男人、女人、各种动物和植物在内的世界万物的故事。

（二）宇生论

宇生论认为地球上的初始生命是宇宙星球中存在的某些有机分子或微生物孢子，附着在尘埃上而由彗星带到地球上的；或者在宇宙银河系的数十亿、数百亿个行星中，会有较适合于生命存在的温度和大气层，可能存在有与地球上完全不同的生命形式。该理论的有力证据是在澳大利亚发现的一颗含碳物质的陨石中和月球样品中检测出了许多氨基酸和有机酸。

（三）自然发生说

自然发生说认为生命随时可从无生命的物质中直接自然发生。“腐草化萤，腐肉生蛆，破布或烂泥生蛙或鼠”，是19世纪前广为流传的一种理论。直到19世纪60年代法国微生物学家巴斯德的精确“鹅颈瓶”实验，才证明无论是小的微生物还是大的生物在今天的地球上都不能从无生命的物质中自发地产生出来。

（四）生命进化起源说

生命进化起源说认为生命起源是一个自然的历史事件。生命是在宇宙进化的某一阶段，在特殊的环境条件下，由无生命的物质经历一个自然的、长期的化学进化过程而产生的。在生命起源前，经历过地球进化、生命的化学进化和生物进化。生命起源说有比较充分的理论和实验证据。

二、生命起源的基本条件

（一）原始大气

海洋是生命的摇篮，但是生命化学进化的最初舞台是原始大气。一般认为，具有生物学意义的有机物，

可以在还原性的原始大气中合成。

目前地质学和地球物理学的研究还不能确切说出原始大气的成分，但据多数学者推测，原始大气有 CO_2、N_2、NH_3、CO、CH_4、H_2O(汽)、H_2S、HCN 以及少量的氢气，空气中没有游离的氧气。

（二）能　源

能量是生物化学进化的必要条件之一。一般认为，在原始地球上可利用的能量主要有以下几种：

1. 热能　在原始地球形成的最初时期，地球凝聚和气体逸散所释放的巨大热量，可以促进原始大气的某些化学成分的反应。

2. 太阳能　由于原始大气的上层没有臭氧层，到达地面上的太阳能比现在要多得多。一般认为，短于200～180nm 的紫外光很容易被 CH_4、NH_3 和 H_2O 这样的化合物吸收，因此紫外光对生命的化学进化起了重要的影响。

3. 放电　现在知道，在火山活动的过程中，当高温气体被喷射到高空时，可使该地区发生雷电和火花放电。雷电的电流达 2 万安培，这种高电流会产生局部高温，并产生紫外线和冲击波。放电比单纯的紫外线、热能的作用更好，放电过程极易使 CH_4、NH_3 或 N_3 合成 HCN，而在生命的化学进化过程中，HCN 起着重要的作用。因此，有不少人认为，放电是化学进化中起着更为直接的能源作用，是最有效的能源。

此外，宇宙射线、放射线、陨石冲击的能量等均可促进化学进化。

（三）原始海洋

原始海洋同原始大气一起，由地球内部产生的。液态水的出现是生命化学进化中的重要转折点。现在已经清楚，具有高度反应活性的分子虽然在气相中生成，但它们却在水溶液中发生化学反应，因为所有生命物质都涉及液相。一旦雨水把大气中一些生成物降于原始海洋后，可以在海洋中得到积累和浓缩，更有利于发生反应，因而原始海洋就成了生命化学进化的中心。

三、生命起源的主要阶段

从澳大利亚等地发现的 35 亿年前的古老的微生物化石表明，生命起源即化学进化的过程，应该在 35 亿年以前的十几亿年间。这一过程大约经历了以下四个连续的阶段。

（一）从无机小分子生成有机小分子

1. 推测　奥巴林和霍尔丹早在 20 世纪 20 年代就分别推测，在地球早期的还原性大气中可能发生这样的过程。原始大气中含有大量氢的化合物，如甲烷、氨、硫化氢、氰化氢，以及水蒸气等，这些气体在外界高能作用下（如紫外线及宇宙射线、闪电及局部高温等），有可能合成一些简单的有机化合物，如氨基酸、核苷酸、单糖等。根据这个推想，人们在实验室中模拟地球生成时的原始环境条件进行了实验。

2. 模拟实验的证据　第一个用实验证明在原始地球环境条件下，无机物可能转化为有机分子的是美国芝加哥大学的 S. Miller。他安装了一个密闭的循环装置（图 20-2），其中充以 CH_4、NH_3、H_2 和水蒸气，用来模拟原始的大气。在密闭装置的一个烧瓶中装水，用来模拟原始的海洋。然后他给烧瓶加热，使水变为水蒸气在管中循环，同时又在管中通入电火花模拟原始时期天空的闪电放能，使管中气体能够发生反应。管上的冷凝装置使反应物溶于水蒸气中而凝集于管底。一星期之后，他检查管中冷凝的水，发现其中果然溶有多种氨基酸、多种有机酸（如乙酸、乳酸等），以及尿素等有机分子。有些氨基酸如甘氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、丙氨酸等和组成天然蛋白质的氨基酸是一样的。

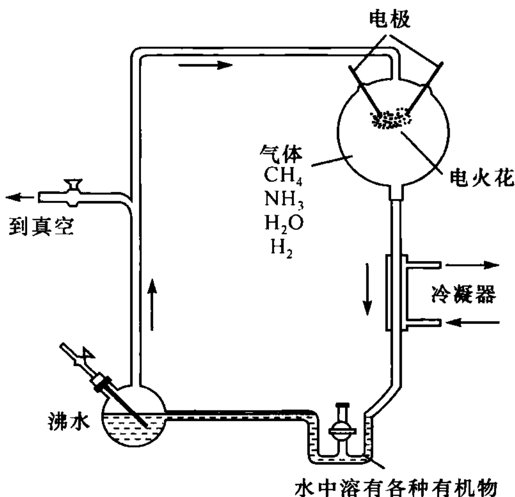


图 20-2　Miller 模拟实验装置

此后许多人进行了类似的实验，有人改用了其他气体，也得到了大致相同的结果。例如，有人用甲烷、水蒸气及氨，经辐射作用而合成丙炔腈、氰化氢，也合成了一

些氨基酸。在各种能源方面，除了火花放电之外，还用了紫外线、冲击波、γ射线、电子束及高温（加热到1000℃）等，这些实验都同样地可以成功。特别有意义的是紫外线的作用，因为紫外线是地球早期在原始大气中最多的能源。可以想象，有了原始大气的成分，在紫外线的作用下，就可以形成氨基酸这类的小分子。

值得注意的是，在模拟实验中最容易得到的碱基是腺嘌呤，腺嘌呤、核糖和磷酸化合物溶液通过240nm～290nm紫外光照射就可产生ADP和ATP。因此很可能正是由于腺嘌呤易于产生，在生命发生的早期ATP这一为生命活动供能的分子就产生了。也正是由于腺嘌呤易于产生，因而在生命进化过程中，ATP成了广泛分布于生命界的供能物质。

3.陨石的证据　坠落于澳大利亚的一块陨石含有Miller已证明过的许多相同的氨基酸和大致相同的相对数量。这一巧合为Miller设想的前生物合成观点提供了有力的证据。Miller认为，如果这些有机物只存在于宇宙尘、彗星、小行星、陨星等上，因其含量太少，不足以构成生命起源的基础。只有在它们来到地球，累积在原始海洋之后，才能导致生命的出现。

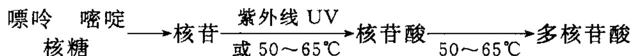
（二）从有机小分子生成生物大分子

生命物质的最主要的两个基石是蛋白质与核酸，因此生命起源的一个关键问题，就是上述的有机小分子如何形成蛋白质及核酸等生物大分子。

关于蛋白质及核酸的合成，人们也有一些实验与推测。一般认为氨基酸、核苷酸等在海水中经过长期积累和浓缩，在适当的条件下（如吸附在无机矿物黏土上），氨基酸与核苷酸即可分别通过聚合作用而形成原始的蛋白质与核酸。

根据实验推测，这种聚合作用是通过2种方式实现的：①溶液聚合，在黏土表面吸附作用下发生聚合。黏土的细粒带有电荷，可以使氨基酸等单体吸附其上，大量聚集，有利于聚合。②浓缩聚合。有人认为，在海洋靠岸的一些小角落或是像湖泊样的小水体中，由于长期蒸发，水中氨基酸等分子含量可以是很高的。这样的溶液在较高温度条件下可以直接产生"类蛋白质"样的多肽。美国福克斯（F. Fox）模拟原始地球条件，以实验给予了证实。但实验室中得到的"蛋白质"又不同于生物蛋白质的特性，如没有旋光性，有序程度差，不能引起免疫反应。

关于核酸大分子的合成也有类似的试验，例如用高温加热的方法，就可使单核苷酸聚合成多核苷酸。单核苷酸在50～60℃时只要有多聚磷酸酯存在，也可以形成多核苷酸。



总之，类似于蛋白质和核酸的物质，在人工模拟原始地球条件下，都已能制造出来。但这些产物和现代生命的蛋白质和核酸相比还有一定的距离。它们的结构比较简单，有序程度比较低，功能也不十分专一。酶的活力不高，专一性不强，一种酶可有几种的作用；一种核酸可能担任几种核酸的功能等。这些分子在漫长岁月中再经演化才成为现在的更有序、功能也更复杂的蛋白质和核酸分子。

因此，我们目前还不能肯定上述各种方式就是蛋白质和核酸发生的方式，但是可以说，这些都是极可能的方式。

（三）生物大分子组成多分子体系

生物大分子还不是原始的生命。各种生物大分子在单独存在时，不表现生命的现象，只有在它们形成了多分子体系，彼此间更有效地进行相互作用，然后才能产生原始生命。关于多分子体系的形成，主要有以下两种学说。

1.团聚体学说　该学说主要是奥巴林等科学家提出的。奥巴林认为，原始海洋中有机大分子浓缩成为团聚体，是非生命物质向生命物质过渡的一种重要形成。20世纪50年代末，奥巴林等用多种生物大分子如明胶、阿拉伯胶等各种蛋白质以及核酸、多糖、多肽和磷脂等的溶液混合后，形成了各种类型的团聚体。团聚体具有吸收、合成、分解、生长、"出芽"（生殖）等类似生命的现象。

2.微球体学说　是福克斯提出的。他认为，类蛋白体和核酸加热浓缩形成的微球体（图20-3）就是最初的多分子体系。微球体表现出很多生物学特性，例如：①微球体表面有双层膜；②能吸收溶液中的类蛋白质而生长，并能以一种类似于细菌生长分裂的方式进行繁殖；③在电子显微镜下可见微球体的超微结构类似于简单的细菌；④表面膜的存在使微球体对外界分子有选择地吸收，在吸收了ATP之后，表现出类似于细胞质流动的活动。

(四)多分子体系演变成原始细胞

这个阶段是化学进化阶段中最为关键的环节。作为多分子体系的"团聚体"或"微球体"还不是生命。那么,原始生命是什么呢?一般认为原始生命应该具有新陈代谢和生殖的现象,应当是一种最简单的生命物质,但必须是一种细胞形态的生命。

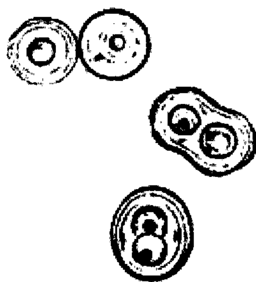


图 20-3　微球体
(福克斯的实验)

四、生命起源的几个关键问题

(一)原始生命出现的重要条件

1. 多分子体系内部必须具有一定的理化结构,这样才有吸收物质和进行化学反应的能力,并且按一定方式进行。

2. 多分子体系的主要成员必须是蛋白质和核酸。有了这两类大分子,多分子体系才能建立转录翻译体系,才得以实现遗传的功能。

3. 原始膜的形成。有了膜,多分子体系才有可能和外界介质(海水)分开,成为一个独立的稳定的体系,这样既可以对外界物质进行有选择性的吸收,同时也增加了体系中各类分子碰撞的机会而促进化学反应。原始膜的结构和功能在进化过程中不断完善和复杂化而成为现在的生物膜。

(二)生命 DNA－RNA－蛋白质秩序的建立

现代生物学告诉我们:核酸只有在蛋白质(酶)的作用下才能合成,而蛋白质也只有在其相应的核苷酸顺序存在的条件下才能合成。因此很难设想,结构上如此复杂的核酸和蛋白质,在地球的早期会同时自然地产生,并产生复杂的相互作用。那么,是通过什么样的化学过程才能形成核酸和蛋白质相互依赖的多分子系统呢?

1. 核酸酶的发现　1981 年美国科罗拉多大学托马斯・切赫(Thomas Cech)在四膜虫 rRNA 前体中发现了与蛋白质无关的拼接过程(图 20-4)。即在鸟苷和 Mg^{2+} 存在下可发生自我催化作用,将 rRNA 前体中存在的链长 414 个核苷酸的内含子切下,并进一步对内含子进行切割和拼接后失去 19 个核苷酸而成为含有 395 个核苷酸的线性 L_{19}RNA。L_{19}RNA 具有很强的酶的活性,它既能使核苷酸聚合成多核苷酸,又能将多核苷酸切成不同长度的片段,而它本身却能保持不变。可见它是一个真正的酶,并被定名为核酸酶。核酸酶 L_{19}RNA 的特点在于它集信息和催化于一身。核酸酶的发现使人们对生命起源中蛋白质和核酸酶哪个先出现的问题上,更倾向于 RNA,或认为至少 RNA 和蛋白质是同时在地球上出现的,改变了过去认为蛋白质首先在地球上出现的观点。但是至今人们只是在真菌和细菌等少数物种中发现与四膜虫核酸酶相似的 RNA 片段,因此有人认为核酶的发现只是对讨论生命起源有意义。

2. 生命 DNA－RNA－蛋白质秩序的建立　核酸酶的发现,使人们更倾向于在生命的起源上,先有 RNA,而后才有 DNA 和蛋白质,从而初步建立了"生命 DNA－RNA－蛋白质"秩序(图 20-5)。

(1)酶物质的起源与进化　核酸酶的发现,使人们更相信地球上最早出现的酶是属于 RNA 的,到后来才出现了更多的属于蛋白质的酶。这是由于蛋白质有 20 个不同的侧链,分子构象上的变化远比 RNA 多,更适于发挥酶的作用,因而蛋白质逐渐取代了 RNA 而成为生命系统中主要的酶了。目前已知的最小的人工合成并且有催化活性的 RNA 仅含 13 个核苷酸。如此大小的分子是完全可能在原始地球条件下自发合成的。但是,到目前为止,还不能证明 RNA 可以催化蛋白质合成的每一步骤。这一问题以及许多其他问题,都还有待于继续研究。

(2)遗传物质的起源与进化　四膜虫等的研究,人们更认为 RNA 比 DNA 在地球上出现更早,也就是说最早的遗传物质是 RNA 而不是 DNA,后来才逐渐进化到以 DNA 为遗传物质。用 DNA 储存遗传信息显然优于 RNA。这是因为:①DNA 的双螺旋结构,使 DNA 能准确复制,结构更稳定,并有条件修复损伤;而 RNA 分子的核糖多一个羟基,较易被水解。这样使 DNA 分子的结构更加稳定。②DNA 含的碱基多,贮存的信息量很大。

有了这些优点,在进化过程中,DNA 取代了 RNA,RNA 位于 DNA 和蛋白质之间,负责传递信息,而催化的作用则主要由蛋白质承担了。

(3)遗传密码的起源　这是有关生命起源的关键问题之一,也是一个远未解决的问题。有人认为,核苷

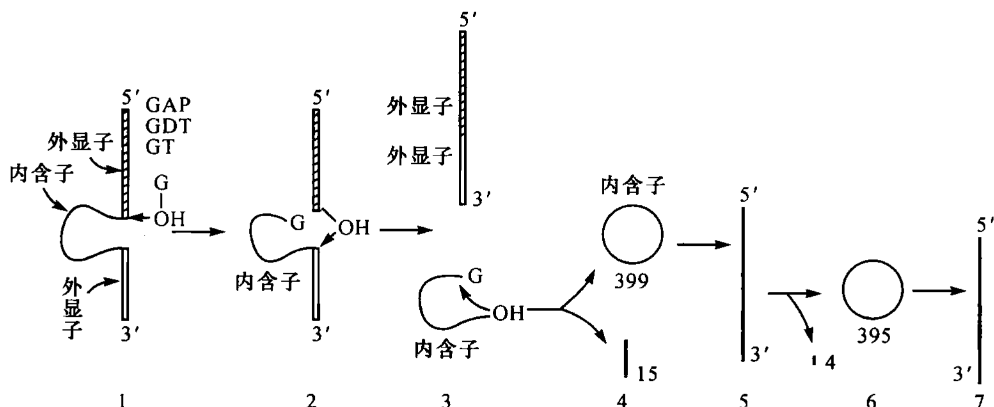


图 20-4　四膜虫 rRNA 前体自我拼接

内含子有 414 个核苷酸，拼接后失去 19 个核苷酸而成核酸酶 L_{19}RNA

1. rRNA 前体　2. 切去 5′端外显子　3. 切去 3′端外显子　4. 失去 15 个核苷酸成 399 个核苷酸环　5. 线形分子失去 4 个核苷酸　6. 395 个核苷酸环　7. 核酸酶 L_{19}RNA

酸和氨基酸之间直接的相互作用是遗传密码形成的基础。例如，疏水的苯丙氨酸具有疏水的反密码子 AAA，亲水的赖氨酸的反密码子是亲水的 UUU。亲水、疏水性就是遗传密码起源中的一个重要的自组织原则。密码关系的建立必然有它自身的物理化学性质的基础，同时又是进化的产物，是长期选择的结果。这个问题还在继续研究探讨。

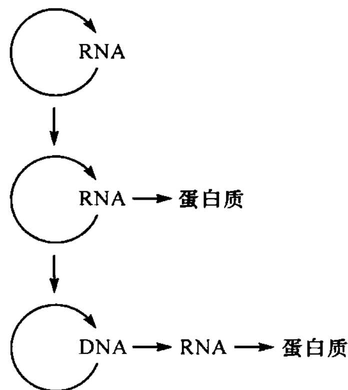


图 20-5　DNA－RNA－蛋白质体系的可能进化过程

五、细胞的诞生

我们知道生命在地球上的诞生是和细胞的建立联系在一起的，即只有在生命有了封闭和相对稳定的内部结构，具有了自主性的代谢和生长能力，获得了增殖分裂能力，并且世代间表现出"遗传"的稳定性，才标志着地球上生命的最终确立。今天，生物表现出细胞存在的多样性，从基本结构看有原核细胞和真核细胞之分，从代谢类型看有异养型和自养型的不同。长期以来人们一直持有一种单支进化的观念，即最原始的细胞一定要在十分温和、优越的环境中才可能出现，细胞的诞生被设定为如下的程序，即原核化能异养细胞首先出现，再通过细胞能量利用方式的进步和细胞间的融合组建(共生)出现了自养生物和真核细胞。现在看来对这样的观点应该提出修正。

(一)对细胞诞生环境的新认识

近年来对地球早期生命的探查结果大大地超出了人们的意料。澳大利亚和南非发现的化石表明，至少在 35 亿年前细胞就已经出现了。那么，细胞前的生命发生和演进只能推到更早几乎同步于地壳形成的历史年代(38 亿～40 亿年前)。这表明地球上生命的诞生条件绝不会像是奥巴林等想象得那样温和，不会是"温水池"的环境。而近年对地球极端环境生命的研究结果也同样大大地超出了人们的意料。20 世纪 70 年代末，美国伍兹霍海洋研究所的海洋考察潜艇发现了太平洋东部洋嵴的热水喷口的特殊生态系统。在水深 2000～3000m、压力在 3×10^4kPa 和水温可高达 350℃的"硫化物"烟囱附近，竟生存着大量的生物。进一步的研究证实，极端环境的生命不仅发现在太平洋的洋嵴附近，在 500～2800m 深的陆地岩芯中和干旱寒冷的南极沙漠中也同样生存着大量的微生物。上述极端环境生物存在的发现有力地暗示，早期细胞诞生于恶劣的条件中并不是不可思议的，而从化石年代和对当时地质条件的分析看，最早细胞诞生于"温水池"的设想反而是不符合实际的。

(二)早期细胞多态发生的可能性

近年的研究不仅突破了传统的对细胞诞生条件的认识，出乎许多生物学家的预料，人们还发现光合作

用与光合自养生物的地质记录(叠层石的存在和对碳、硫同位素的分析)可以追溯到35亿年前,甚至更早。分子进化的比较研究也得到了类似的结论:许多非光合自养的生物可能反而是起源于光合自养的生物。地质学、古生物学、分子生物学的多方面证据表明,光合自养的、化能自养的和异养的生物差不多同时起源于太古宙早期(张昀,1998)。这将可能彻底修改仅从复杂性的比较而推导出的光合自养生物应该比化能自养和异养生物晚出现得多的思维模式,向生物单支等级进化的传统观念提出了挑战。

细胞可分为原核细胞和真核细胞两大类,它们内部的差异悬殊,并缺少过渡类型。传统的看法认为真核细胞是由原核细胞进化而来的。它们又是如何进化的呢?现在有两种观点:渐进式进化和内共生假说。内共生假说认为真核细胞是一种复合体,它是若干原核细胞与真核细胞祖先的胞质共生的结果。这种观点得到了一些分子生物学研究结果的支持,如真核细胞中细胞器DNA与原核细胞DNA序列相似、不同生物16S rRNA的一级结构也相似,等等。渐进式进化则主张原核细胞到真核细胞是一种渐进、直接进化过程。

对于原核细胞和真核细胞的起源近年的研究也有新的突破。20世纪60年代末到70年代初,木村与太田(Kimura and Ohta, 1968, 1971)和金与朱克斯(King and Jukes, 1969)创立了"分子进化中性理论"。1980年,G.福克斯(G. E. Fox)及其同事考察和综合了原核生物各类群和部分真核生物16S rRNA的一级结构序列的资料,提出在30亿年前,生物界就已表现为三个分支,它们分别为今天存在的原核生物古细菌、原核生物真细菌和真核生物的祖先(图20-6),这种由共同祖先平行进化的观点是对早期生物单支等级进化的传统观念的又一个挑战。

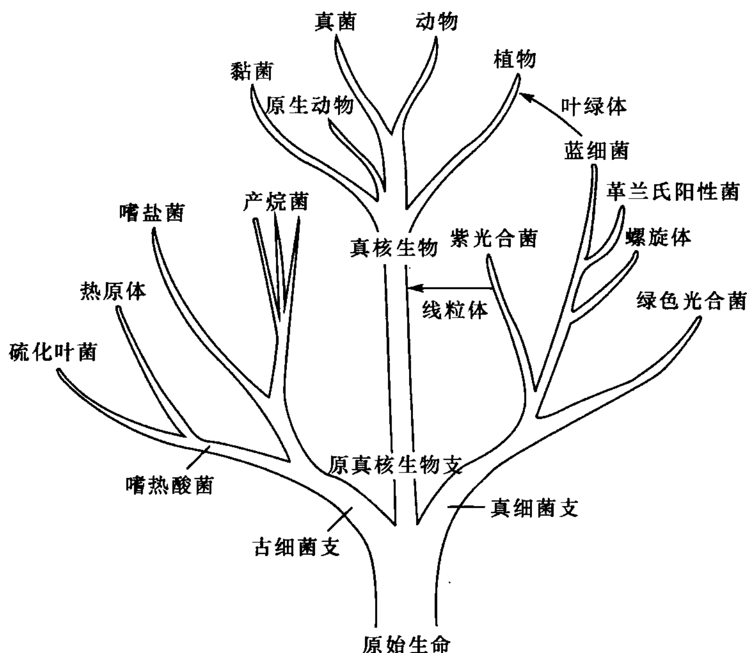


图20-6　C. R. Woese根据rRNA序列比较得出的3支并列的系统(即"三界"学说)

实际上,古细菌、真细菌和真核生物三类细胞在许多重要的生物学属性方面有着很大的区别。而仅由原核细胞兼并、共生不可能使后代的细胞真正跨越到与之很不相同的真核细胞的框架中来。1981年,当玛古莉斯(L. Margulis,1981)再次提出内共生假说时(内共生说的观点可以追溯到一百多年前A. F. W. Schimper提出的植物质体来自古代蓝细菌的共生),她对兼容原核细胞的真核细胞的胞质及细胞核的来源并没有给出明确的说明。近年有人提出了真核生物干族和冠族划分的概念。与冠族真核生物不同,干族真核生物细胞中不具有线粒体、叶绿体的结构(它们被认为是来自于古代原核细菌的内共生)。分子进化研究表明干族真核生物细胞在27亿年前就出现了,而冠族真核生物要到18亿年前才出现,并且有人认为今天存在的干族真核生物(如Giardia)是远古干族真核生物的延续,而不是在进化中线粒体、叶绿体结构从细胞中丢失,即这些结构一直就没有在细胞中出现过。对现代真核细胞的出现,现在还是一个有待研究和存在激烈争论的问题,是不是古细菌、真细菌和干族真核生物分别代表着原始的细胞形成的三个分支,而冠族真

核细胞是来自真细菌和干族真核细胞的融合还不清楚。

总之，我们认为，既要充分注意到细胞多态发生的可能性，也要估计到它们之间在进化过程中存在兼容现象，并且两者可能间隔了很长的时间。在对化石分析时，应该注意到由于建立时间早晚的区别造成不同类型细胞出现的地质年代的明显不同，但也可能由于环境条件的限制造成不同类型细胞规模发展时机到来的早晚不同，从而出现化石发现的时间差异，而不能简单地以化石发现的前后来直接推断它们的进化递进关系。

第二十一章　生物的进化

什么叫生物的进化？这个问题目前没有一个定论的说法，根据遗传学家 Stebbins 对生物进化的定义，张昀认为：生物进化是生物与其环境相互作用的过程中，其遗传系统随时间而发生一系列不可逆的改变，并导致相应的表型的改变；在大多数情况下，这种改变导致了生物总体对其生存环境的相对适应。

第一节　生物进化的历程

一、化石和化石年代的测定

（一）化石、活化石和孑遗生物

1. 化石　反映生物进化历程的最可靠证据是化石。化石就是在古代埋藏于地层中的生物遗体、遗迹或遗物。动、植物较坚硬的部分，如茎、叶、花粉、骨骼、牙齿、粪便、卵以及人类祖先曾经使用过的工具等遗物被埋藏起来，在一定条件下，矿物质沉积其中，变硬、矿化而成为遗物化石。甚至动植物体的印痕、动物的足迹（如恐龙足迹）等遗迹，印在软泥上，软泥变硬成为沉积岩，印痕或足迹就这样被保留下来，而分别形成为印痕化石或遗迹化石。此外，有些古代生物遗体在冰层或冻土中"低温保存"下来而成了遗体化石。例如，在西伯利亚和美国阿拉斯加等地的猛马（生活在 2.5 万年以前）冰尸，保存十分良好，肉尚可食；此外还有琥珀中的昆虫等。

2. 标准化石　可用于确定地层时代的动植物化石。标准化石应具备的条件是：延续的地质年代短，地理分布广，而且容易认识。例如，三叶虫纲的莱得利基虫的化石，就是寒武纪地层中最常见的化石之一。另如，大羽羊齿这种古植物化石，是种子蕨纲中的一属，是二叠纪的标准化石之一。

3. 孑遗生物　在地质历史的较老时期，曾经非常发育、种类很多、分布很广，但到较新时期或现代，则大为衰退，只有一两种孤独地生存于个别地区，并有日趋绝灭之势的动植物。如仅存于我国的大熊猫及原来仅存于我国的银杏、水杉和仅见于美国的红杉等，都是著名的孑遗生物。

4. 活化石　广义地讲，活化石是指地质历史上所发生的、至现代还生存着的动植物。狭义地讲，活化石与现代孑遗生物的意义相近。因此，现代孑遗生物一定都是活化石，如大熊猫、水杉，但所有的活化石不一定都是孑遗生物，如腕足类的舌形贝，寒武纪开始出现，至现代仍分布于多处海域中，没有即将绝灭的趋势，所以它是活化石而不是孑遗生物。

（二）化石地质年代的测定

测定化石的地质年代，主要用放射性同位素的方法。放射性同位素以自己恒定的速度进行衰变，不受外界条件影响。放射性同位素的原有原子核数因衰变而减少到原来的一半（即放射性强度减弱到原来的一半）所经历的时间称为半衰期。各种不同的放射性同位素的半衰期是不同的，但对于特定种类同位素的半衰期来说，都是恒定不变的。如铀－238 的半衰期为 45 亿年，钴－60 的半衰期为 5.26 年，碳－14 的半衰期为 5730 年。地壳里的化石从形成之日起就含有放射性同位素，而且不断地衰变，由母体同位素变成子体同位素。我们掌握了放射性同位素的半衰期和母体同位素及子体同位素的含量，就可推算出化石的地质年代。目前，我国常用的有"钾－氩法"、"铀－铅法"、"铷－锶法"、"碳－氮法"等等。

例如，1g ^{238}U 在 45 亿年中生成 0.5g ^{238}U 和 0.5g ^{206}Pb，即在 45 亿年中有一半的 ^{238}U 衰变成 ^{206}Pb。因此，在某地层里如果发现了含铀的岩石，只要测定其中所含 ^{238}U 和 ^{206}Pb 的比例，就可计算出该地层的绝对年龄。因为铀不是一种普遍存在的元素，且半衰期太长，所以不能应用于各种地层。再如，碳的放射性同位素 ^{14}C 蜕变为 ^{14}N 的半衰期为 5730 年，可用来确定 6 万年到 1 千年范围的化石年龄。

表 21-1 地质年代和生物进化历程

代	纪	世	距今年代	地质现象与自然条件	植物	动物	进化时代
新生代	第四纪	全新世	1万年	冰川广布，黄土生成，气温逐渐下降	被子植物繁盛	猿人出现，人类发展，高等哺乳类繁盛	人类时代
		更新世	300万年				
	第三纪	上新世	1200万年	气温渐冷，有造山运动		哺乳类与鸟类繁盛，灵长类及类人猿出现	被子植物和哺乳动物时代
		中新世	2500万年				
		渐新世	4000万年				
		始新世	6000万年				
		古新世	7000万年				
中生代	白垩纪		13500万年	晚期有造山运动，后期气候变冷	前期裸子植物为主，后期被子植物兴起	有袋类繁盛，有胎盘动物及鸟类兴起，大爬行动物灭亡	裸子植物和爬行动物（恐龙）时代
	侏罗纪		18000万年	气候温暖，有气候带分布	被子植物出现	单孔类繁盛，原始有袋类出现，大爬行类占统治地位	
	三叠纪		22500万年	气候温和，地壳较平静	裸子植物繁盛，如银杏、松柏等	大爬行类（恐龙）占优势，原始哺乳类出现	
古生代	二叠纪		27000万年	末期造山运动频繁，大陆性气候，炎热干燥	裸子植物兴起，蕨类开始衰落	爬行类开始兴盛，三叶虫灭绝	
	石炭纪		35000万年	有造山运动，气候湿润温暖	种子蕨繁盛，原始裸子植物出现	两栖类繁盛，原始爬行类出现，昆虫兴起	蕨类和两栖动物时代
	泥盆纪		40000万年	海陆变迁，出现广大陆地，气候转向干燥炎热	裸蕨类和木本蕨繁盛，种子蕨（古羊齿）出现	鱼类极盛，昆虫及原始两栖类（坚头类）出现	裸蕨植物和鱼类时代
	志留纪		44000万年	末期有造山运动，局部气候干燥，海面缩小。初期是平静海浸时期	陆生植物裸蕨类出现	水生无脊椎动物（苔藓虫、珊瑚）繁盛，原始鱼类出现	
	奥陶纪		50000万年	浅海广布，气候温暖	海藻繁盛	水生无脊椎动物繁盛	真核藻类和无脊椎动物时代
	寒武纪		60000万年	地壳静止，浅海广布	藻类兴起	棘皮、海绵、软体动物兴盛，原始甲壳类和三叶虫繁荣	
元古代	震旦纪		130000万年	岩层古老，地壳变动剧烈	藻类兴起	原始无脊椎动物（海绵、水母、水螅等）出现	
			180000万年		细菌和蓝藻开始繁盛，藻类出现		细菌和蓝藻时代
			340000万年				
太古代			460000万年	地球形成与化学进化			

二、地质年代和生物进化历程

地质年代是指地壳上不同年代的岩石在形成过程中的时间和顺序。依据古生物学的方法，可以将地质年代划分为五个代：太古代、元古代、古生代、中生代、新生代。对于每一个代还可以再划分为若干个“纪”。由于生物的进化是不可逆的，不同地质时代里有不同的生物类群，因此可以利用地层中生物类群的特征来确定地层的相对地质年代和顺序，也可以利用地层的地质年代来确定生物类群的种类和特征，从而反映生物进化的历程（表 21-1）。

三、人类的起源和进化

（一）人类的起源和进化

生命经过了 35 亿年漫长的进化历史，在大约 400 万到 1000 万年前走上了人类诞生的道路。从生物分类学看，除去已绝灭的物种外，现代人类属于灵长目、人猿超科、人科（Hominidae）下仅存的唯一的一个属和种，即人属（*Home*）智人种（*Homo sapiens*）。这在包括有庞大物种的生物分类系统中，实实在在只占据着一个十分微小的位置（图 21-1）。

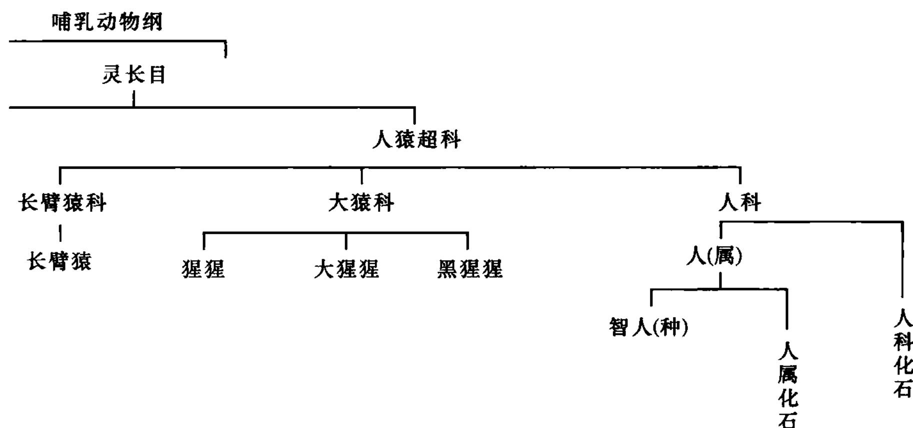


图 21-1　人在生物分类系统中的地位

1. 人类的直接祖先是南猿　人猿超科的动物统称为猿，它们居住在热带森林里，主要素食。根据分子生物学等方面的资料说明，黑猩猩与人之间存在最近的亲缘关系。人类的起源与进化过程大体上可分为两个阶段：南方古猿阶段和人属阶段（图 21-2）。

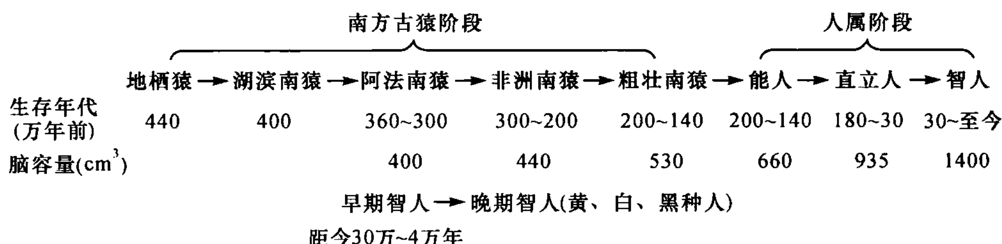


图 21-2　人类进化的时间表

（1）南方古猿阶段　在非洲，最早发现的人科化石是距今 300 万～200 万年前的非洲南猿，稍后发现了距今 200 万～140 万年的粗壮南猿。20 世纪 70 年代以后，先后找到了距今 360 万年前的阿法南猿，距今 400 万年前的湖滨南猿和距今 440 万年前的地栖猿。因此，南猿进化的可能顺序如图 21-2。

（2）人属阶段　出现在距今 250 万～10 万年前现代人的出现，这个阶段的主要进化事件是脑的扩大，牙齿的缩小，工具行为的发展以及有声语言和抽象思维的发展。最早的人属化石是发现于坦桑尼亚的大约生存于 100 万～250 万年前的能人化石。能人的脑容量平均为 700mL，能直立、群居、能制造工具。人类进

化的随后阶段是直立人，其最早可能出现在 100 万年以前。直立人在世界各地被广泛发现（如中国的北京直立人、陕西蓝田直立人等），直立人的脑容量比能人有较大的增长，头也相对增大，但头盖骨的结构仍保留较多猿的特征，如额骨低平、眉嵴发达、颅顶有矢状嵴、颜面突出等，而他们的肢体已经很接近现代人了。直立人开始有了原始的社会组织，创造了原始的文化（旧石器文化），如北京直立人能制造较精致的石器和能使用火。在约于 30 万年前直立人进化出智人，智人又划分为早期智人和晚期智人。30 万～4 万年前为早期智人，他们在形态上与现代人已经几乎完全一样（如中国广西柳江人、北京山顶洞人、欧洲姆拉德人 Mladec、克罗马农人 Cro-Magnon、非洲弗楼洛里斯巴人 Florisbad 等），不同地区的晚期智人已表现出了黄种人、白种人和黑种人的形态区分（图 21-2）。

（3）现代人起源于非洲　目前，现代人类的来源仍存在着一些没有搞清楚的问题，主要是：如果世界各地的现代人类起源于非洲，那么从早期直立人开始，在以后向早期智人、晚期智人进化的过程中是先从非洲扩散到世界各地，并随后在不同的地区独立地完成这一进化的呢（多起源）？还是现代人类的这一发生过程是在非洲完成，再陆续散布到世界各地并取代了当地的早期人类呢（非洲来源）？由此出现了所谓现代人类的多起源和非洲来源两派学说（图 21-3）。

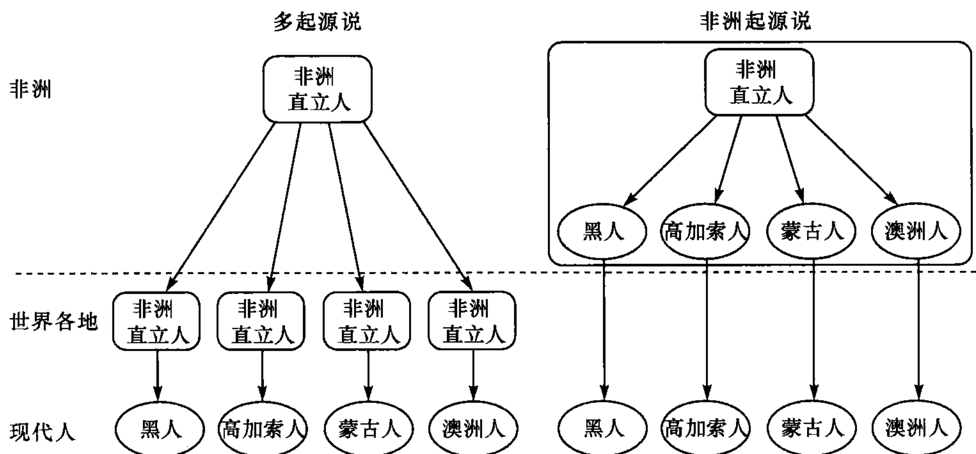


图 21-3　现代人起源的两派学说

在人类起源的研究中还有一个值得注意的方面，就是从生理特征上探寻与人类接近的动物物种。人类与其他所有哺乳动物有两个很显著的不同的特征，就是人类没有或仅有很少的体毛；以及几乎所有的兽类，包括黑猩猩在内都是在短期发情时交配，性行为完全是繁殖后代的功能表现，而人类的性行为在一定程度上与生殖不相关。人类两性的性接受能力很高，性爱和性行为成为人类重要的社会关系之一，这一现象一直是人类学家关心和探讨的问题。直到 20 世纪 80 年代后期，人们发现黑猩猩属的倭黑猩猩种的性特征与人类有很多相似之处，并且它们的社会是以雌性为中心的（参考 F. B. M. de Waa，1989，1995）。这就为人类独特的性生理和性行为特征的进化提供了一个可以比较的模式。对于人类缺乏体毛的现象，从进化上目前还没有一个统一的认识。

2. 人类与动物的区别　今天我们把人类放在生物界最高也是最特殊的进化地位上。但是从生物特征的比较来看，人与灵长目动物并没有“天壤”之别。与人类最近且并列的灵长目另外两个科分别是长臂猿科和大猿科。那么人与猿的最重要的区别是什么呢？人类与黑猩猩在形态和基因组成上的差别并不比猴子与大象之间的差别大，甚至还不如灵长目中其他不同物种（例如狐猴与黑猩猩）之间的差别大。如果说区别在于人类能够使用和制造工具，实际上黑猩猩甚至某些鸟类都能使用简单的工具。另外考察其他如社会性、语言能力、感情以至思维能力方面，也都不难找到有这些能力的动物，如蚂蚁、蜜蜂、白蚁、海豚、黑猩猩等。

目前，似乎趋向这样一种共识，就是人类是文化的创造者和拥有者，它的整体构成了一个文化的系统，这一点是动物所没有的，而实现人类文化的三个基本条件是：①人类有彻底从行走功能中摆脱出来的可以制造和使用工具的双手；②人类有智力发达的大脑；③人类生活的社会性。在张昀《生物进化》一书中有这样一段概括：“人类大脑的智力发达程度决定了人能够学习，能够掌握符号语言，能够创造文字，因而能够储

存、积累和传递文化信息。人类灵巧的、彻底从行走功能中摆脱出来的双手与发达的智力相结合，使人类能够使用和制造复杂的工具。智力和双手是文化创造的两个重要因素。但如果人类不是群居，如果没有人类的社会组织，也不可能创造复杂的语言、文字，并形成一定的文化系统。正因为人类同时具备了上述创造文化的三个要素，任何动物都没有，因而只有人类才创造文化，并形成文化系统”。

3.劳动创造人类　人是社会的创造者和成员，人类不仅能控制自己的进化方向，也能控制其他生物的进化方向。从猿到人的进化中，劳动起着决定性的作用，它不仅是一种选择因素，也是创造人类文化的动力。劳动使社会进化在生物学规律的基础上出现了社会规律。

（二）文化进化

人类的诞生带来了生命有史以来另一种全新的进化现象——文化进化。如果从直立人有原始的社会组织和原始的文化（旧石器文化）算起，至今文化进化只有百万年的历史，而文字的创造和使用更是只有短短的几千年，但是它的进化速度却是异乎寻常的。

1.人兼有生物个体和文明社会成员的双重品格　或者说，人类兼有自然属性和社会属性。与其他的生物不同，人兼有生物个体和文明社会成员的双重品格，受着生物法则与社会法则的双重制约。自然而然，在人类的社会生活中会出现两种法则的依从和协调的问题。许多社会问题（如法律、伦理、道德）都涉及人的生物属性的问题。一般讲生物法则侧重的是本能和个体利益（其实近年行为生态学研究对此观念已有突破），而社会法则突出的是对不妨碍他人利益的个人利益的尊重和对社会整体利益的发扬。今天，人们已经清楚关于人的社会性对生物性的依赖关系。其实反之亦然，由于教育和社会环境影响的存在，人的社会性也将影响到人的生物性的表达。对此，今天生物学的研究还处于相对滞后的地位。

2.生物与文化的协同进化　生物进化与文化进化的相互制约和促进作用是客观存在的。人类的诞生表明文化进化的开始，但是这并不意味着人类的生物进化就停止了。随着文明的发展，人类的生物进化越来越受到来自社会因素的影响。医学的发达和医疗保健制度的完善使社会成员的生存机会趋于均等，但是又突出了对一些疾病易患者的淘汰，如癌症、心血管病、艾滋病等；一夫一妻制是人类文明进步的表现，它限制了性选择和它的生物学效应，但是又显然提高了对后代的健康保证和人类的感情发展；社会的文明可能带来人类对某些环境适应能力的降低和文明病的高发率，但是又提供了更多的人类潜在能力的开发和表达的机会。人类文化的存在，在一些方面可能削弱了某些人类生物进化的动力因素，但是另一方面又开拓了人类新的生物进化动力学机制，丰富了生物进化的内涵，给生物学的研究提出了新的课题。总之，文化进化与人类的生物进化协同前进，它们统一在生命发展到人类出现这一新层次阶段的大前提之下。

（三）人种、种族和民族

人种是根据体质上可遗传的性状而划分的人群。通常根据肤色、鼻形、发型等体质特征把全世界的人划分为4个人种。蒙古利亚人或称黄种人：肤色黄、头发直、脸扁平、鼻扁、鼻孔宽大；高加索人或称白种人：皮肤白、鼻子高而狭，眼睛颜色和头发类型多种多样；尼格罗人或称黑种人：皮肤黑、嘴唇厚、鼻子宽、头发卷曲；澳大利亚人或称棕种人：皮肤棕色或巧克力色、头发棕黑色而卷曲、鼻宽、胡须及体毛发达。

人种或种族是根据某些体质特征所作的生物学的划分，而不是文化上的分类，应该严格地将它同“民族”这样的概念区别开来，“民族”是按文化的不同划分的，种族的差异在于某些基因频率的不同。人种作为生物学概念，我们必须看到以下几点：首先，任何一个人都没有某个或某些专有的基因，人种之间的差别仅仅是某种或某些基因的频率不同。例如，决定血型的 I^A 等位基因在欧洲白种人中频率比较高，I^B 等位基因在亚洲黄种人中频率比较高，I^i 等位基因在南美印第安人中频率比较高。但它们都有 I^i、I^A、I^B 3 种等位基因。其次，由于各种中间类型的存在，各种族之间并没有不可逾越的界限。例如，埃塞俄比亚人和南印度人的特征介于白种人和黑种人之间，南西伯利亚人和乌拉尔人的特征介于白种人和黄种人之间，而千岛人则具有白种、黄种、黑种3个主要人种的特征。我们还应看到，虽然在一定条件下，不同人群之间存在地理隔离和文化隔离，但是这些并没有导致生殖隔离。种族在遗传上是“开放”的，不同种族之间可以通婚，都能产生生命力强的后裔。人类是迁徙能力很强的物种，各种各样的隔离都会由于迁徙而引起的相互作用所打破。由此可知，任何企图进行“纯”种族分类的想法都是错误的。

人们通常按肤色、鼻形等体质特征来划分人种，这些特征主要是由于对气候的适应而产生的。造成肤色差异的主要因素是血管的分布和一定皮肤区域中黑色素的数量。

第二节　生物进化的方向和速度

一、形态生理上的进化方向

(一)形态生理上的进化方向

一般分为四种类型,即复化式进化(或称全面进化、上升进化)、分化式进化(或称特异适应)、特化式进化(或称特化)、简化式进化(或称退化)和协同进化(或称共进化)。

1.复化式进化　复化式进化是一种由简单到复杂、由低等到高等的进化方向,是生物体形态结构、生理机能综合地、全面地进化过程,其结果是生物体各个主要方面比原有的水平都要高级和复杂。也就是说,复化式进化是生物在形态、结构和生理上由简单到复杂的进化。这类进化的数量并不多,但却十分重要。它是生物进化中的"主干"。在动物界的进化中,从鱼类到两栖类、到爬行类、到鸟类或哺乳类、再到人类。其进化的水平,包括循环系统、消化系统、神经系统、泌尿系统等,都有明显的提高。谢维尔错夫曾以脊椎动物心脏的发展作为全面进化的实例。他还认为,脊椎动物心脏的全部进化,有着十分明确的方向,即供给动物身体的所有器官以尽量多的完全氧化的血,这在鸟类和哺乳类身上完全达到了。

在植物界的进化中,从蕨类植物到裸子植物,再到被子植物就属于这一类型。起源于原始裸子植物的被子植物,出现了发达的维管束、花和具有包被的种子。

2.分化式进化　这是由一个物种分化为近似而不同的多个物种的进化,也就是物种少到多的进化。这类进化包括有形态生理上的趋异、趋同、辐射、平行、重复等形式(图21-4)。它们是指生物对各种不同生活环境的适应,从而出现的多方向的分化;但在形态结构、生理功能方面并没有普遍提高,进化水平属于同一等级。所以,分化式进化是一种从种类少到种类多的进化,而复化式进化是一种从低等到高等的进化,两者是很不相同的。

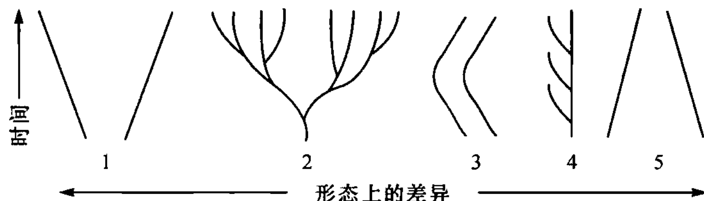


图21-4　几种分化式进化的方向(Dobzhansky等)
1.趋异　2.辐射　3.平行进化　4.重复进化　5.趋同

(1)趋同进化和趋异进化

①趋同进化　就是指亲缘关系相距甚远的生物,如果生活在条件相同的环境中,在同样选择压的作用下,有可能产生功能相同或十分相似的形态结构,以适应相同的条件。此种现象称为趋同进化。鲸、海豚等和鱼的亲缘关系很远,前者是哺乳类,后者是鱼类,但体形相似;仙人掌科和大戟科是截然不同的种子植物,但沙漠中的一些大戟科植物和仙人掌的外形都很相似,也有多水的肉质茎(图21-5)。这些都是趋同进化的结果,各种生物存在同功器官,即起源和结构不同,形态相似,功能相同的器官。

②趋异进化　共同的祖先由于生活在不同的环境中,在不同选择压的作用下向着两个或多个方向发展进化的过程。此种现象称为趋异进化。北极熊是从棕熊发展而来。第四纪的更新世时,一次大冰川将一群棕熊从主群中分了出来,它们在北极严寒环境的选择之下,发展成北极熊。北极熊是白色的,与环境颜色一致,便于猎捕食物;头肩部成流线型,足掌有刚毛,能在冰上行走而不致滑倒,并有隔热和御寒的作用。北极熊肉食,棕熊虽然也属食肉目,却以植物为主要食物。这是一个很好的趋异进化的例子。趋异进化的结果,各种生物存在同源器官,即起源相同,部位和结构相似,形态和功能不同的器官。

(2)辐射　如果某一类群的趋异向着辐射状的多种不同方向发展,适应于各种不同的环境条件,这种多方向的分歧叫辐射或适应辐射。如适应于奔走的羚羊、适应于树栖生活的松鼠、适应于水栖生活的鲸、适应

于飞翔的蝙蝠、适应于地下生活的鼹鼠，它们都是哺乳动物，并共同起源于一个原始的哺乳类。在鸟类中也有这样的情况（图 21-6）。

由于适应于各种不同的生活条件而发生的分化，在形态构造上形成了许多差别。每一目、科甚至在每一属中，也可能有辐射进化现象。例如，在蝙蝠中有吃水果的，有吃昆虫的，有吃鱼的，也有吸血的。在海豹中，有吃鱼的，有吃头足类的，有吃蟹，也有吃企鹅的。

植物界的趋异进化也是丰富多样的。例如，毛茛属的植物，有水中生活的水毛茛，有潮湿土壤上生活的松叶毛茛，有干旱地带生活的金毛毛茛等。

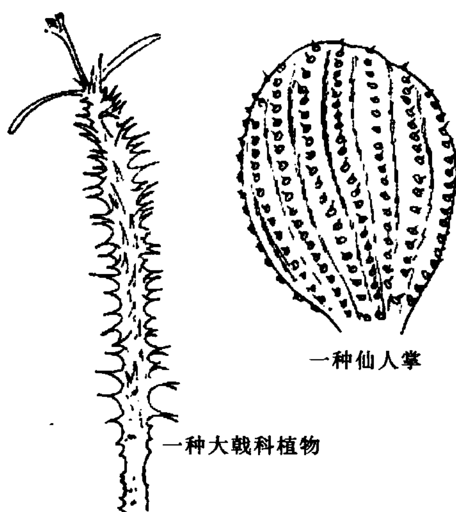


图 21-5　趋同进化举例

（3）平行　平行进化是指两个来自共同祖先的类群，由于生活在不同环境下而产生分歧，后来又由于生活在相似的环境条件下而产生相似的适应性状。如鸥鹅是近亲种，它们在飞行的环境中发展成类似的某些特征。又如，不同种甚至不同属的深水鱼类，在形态上独立地发展了扁平体型的适应。在黑暗的深水中还独立地发展了发光的器官。

在植物方面，毛茛科的水毛茛在叶子方面，由于对水生生活的适应都呈现出了相似的丝状叶。

此外，还有重复进化，也属于这一类进化方式。所谓重复进化是指由一个原始祖先分化出在形态学上相似个体的进化。

3. 特化式进化　特化式进化简称特化，它是从一般到特殊的进化方式。

形态生理上的特化是有机体发生局部的变异，以适应于特殊的环境条件，它是分化进化的一种特殊情况。这类进化大大地缩小了原有的适应范围，同时加强了被保留下来的适应性。例如，马从多趾向单蹄方面发展，就属于这类情况。多趾马的四肢，能跑，也能抓取食物、掘土，甚至爬树。它有着广泛发展的可能性。但到单趾马时，其单蹄适应于快跑，有利于草原的生活环境。在这一点上，单蹄是优越的，但其他方面适应性则缩小了，甚至消失了。又如丛角鹿和其他一些鹿类（如 *Antilocopara americana* 等）有特别发达、沉重的角，剑齿虎（*Machairodos*）有特别发达的犬齿，深海的鱼类具有大而突出的眼，岩洞中的盲螈、盲鼠则失去视觉等，都属于特化。

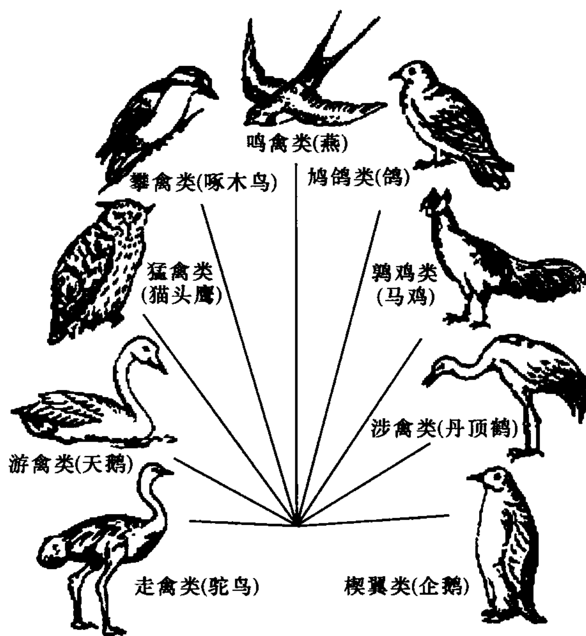


图 21-6　鸟类的辐射进化（自北京自然博物馆）

在植物中，仙人掌的叶是一种特化，这种针状叶很适于干旱的生活条件。当然，也因此而缩小或丧失了叶的其他方面发展的可能性。再有红树的呼吸根，食虫植物如猪笼草、茅膏菜等都是特化。

总之，马的单蹄、仙人掌的针状叶，都是一种进化，因为它们都保证生物能适应于某种特殊的环境，有利于它们的个体生存和种族繁衍。不过，事物都有两重性，特化了生物只能适应于某种特定的生活环境，并且还具有高度的稳定性。当外界环境突然改变时，一般无法适应改变了的环境而导致绝灭。例如，丛角鹿、剑齿虎等都遭到这样的命运。因此，特化的生物很容易成为进化上的盲支。

4. 简化式进化　简化式进化简称退化。它是由结构复杂变为结构简单的进化方式。

形态生理上的退化表现在生物的大多数器官退化、个别器官比较发达,它是生物对寄生和固着生活方式的一种适应。它与特化的区别,在于形态结构、生理功能的全面退化。简化式进化是一种与复化式进化相反的过程,也可以说,是一种退步性的进化。

例如,寄生于体内的蛔虫、绦虫、钩虫等,它们既无运动器官和感觉器官,甚至连消化器官也消失了,但它们的生殖系统则十分发达。一条蛔虫每日产卵可达12万~20万个。有的老熟个体,生殖器官几乎占了它们的整个身体。又如,固着生活方式也会引起退化,如海鞘在幼虫时期生活犹如一个蝌蚪,具有发达的脊索和背神经以及游泳的尾巴。成体固着在石头上,脊索、背神经、尾巴先后消失,变得像一只茶壶。在植物中,菟丝子、列当、野菇等由于寄生而叶绿素退化,叶也成鳞片状。

总之,寄生或固着生活方式在形态生理上大多是退化了,但在生物学上又意味着进化,因为它同样是对改变了的环境的适应。寄生蠕虫在寄主体内,不仅不受敌害的直接侵害,而且还能以其体壁吸收寄主已经消化了的营养物质。同时,发达的生殖系统,又能保证其种族繁衍。因此,其中有许多种类在生物界中是很繁荣的类型。

5.协同进化(共进化) 关系密切的生物,如花和采粉的动物、寄生虫和寄主、捕食者和被捕食者等,一方成为另一方的选择力量,因而在进化上发展了互相适应的特性。例如,当被捕食者发生了变异,防御能力提高时,捕食者也相应地要发生克服被捕食者防御能力的机制,否则就要因不能适应新的条件而被淘汰。这种互相适应的现象称为协同进化或共进化。植物的花和采粉昆虫是协同进化、互相选择的结果,使不同的植物需要不同的昆虫采粉,而不同的昆虫也以不同的植物为采粉对象。显然,采粉的"专门化"防止了遍身花粉的昆虫飞到其他植物的花中,白白浪费花粉。

协同进化的现象是很普遍的。共栖、共生等现象都是生物通过协同进化而达到的互相适应。

(二)营养方式上的进化方向

生物体通过各种营养方式向着不同的方向发展,陈世骧认为,一般地说生物界的营养方式可以分为三大类型,即光合作用的自养植物,吸收营养的微生物和摄取食物的动物。生物类群由于获取营养的方式不同,进化的方向也不同。

1.光合作用 光合作用是植物主要的营养方式,也即是植物获得营养的主要方式。绿色植物进行光合作用的关键在于光照。在长期的进化过程中,大多数植物的结构与功能,都朝着有利于接受光照这一进化方式发展的。具体表现在以下几个方面:(1)片状的叶,其中细胞充满着叶绿体;(2)叶柄、枝和茎支撑着叶,向四面展开,有利于接受充分的光照;(3)支干和根系使植株固着在一定位置上,并从土壤或水中吸取水分和无机物质,供给光合作用的原料;(4)维管系统是叶、茎、根之间物质交流的通道。

2.吸收 吸收是微生物(细菌、真菌)的营养方式。微生物的营养方式相当复杂,但它们获得营养的基本特点是吸收。吸收养料的关键在于接触面大。相当多微生物的结构与功能,是朝着有利于扩大吸收面这一进化方式发展的:(1)许多的微生物是单个细胞,有的甚至没有细胞结构,体积很小。(2)许多微生物都是腐生生活或寄生生活。(3)微生物繁殖力强,数量大,分布广。这一切,也有利于微生物适应各种环境的生活,广泛地吸收自己所需要的各种养料。

3.摄食 摄食是动物的营养方式。动物找寻、争夺食物的关键在于活动。在进化过程中,大多数动物都朝着有利于活动这一进化方向发展,促进了生物界最高等的形态结构和生理功能的形成。其特点是:(1)具有在神经系统支配下的复杂的感觉和运动系统,便于发现和获取食物;(2)具有消化、循环和排泄系统,从事于吸收、运输和排泄的功能,与此相联系,在较高等体型中,又产生了与外界进行气体交换的"外呼吸系统";(3)具有以神经系统和内分泌系统所组成的、复杂的自我调节和自我控制的结构和功能;(4)从细胞水平分析,动物细胞无细胞壁,因此具有高效的代谢水平,有利于动物的活动方式。

以上讲的是生物营养进化的方向。我们还可以看到,进化的方向,也反映出生物进化的水平。在整个生物界中,动物处于高级水平,植物处于中级水平,微生物则处于低级水平。

(三)进化的不可逆性

生物进化,从总的说来是不可逆的。已经演变的物种不可有回复祖型;已经灭亡的种类,不能再重新出现。也就是说,不论是前进的进化,或是减退的进化,凡进化了的生物,就不会复原了。这是一个规律性的现象。

1.科学证据 古生物学的材料证明,生物进化是不可逆的。由爬行类进化成的鸟类,不可能重新变成

爬行动物；同样，人类的祖先是猿类，猿类的祖先是猴类，人类可否回到猿类甚至猴类的时代呢？绝对不可能。

如果某种生物适应新的生活条件，失去了或退化了某些器官，那么在重新回到原来的生活条件中时，这些器官能否恢复呢？也不会，只是可能产生某些新的器官执行其生存所必需的生理功能。例如龟、鲸、海豹等动物又回到水中生活时，呼吸器官就不能再恢复成鳃的结构，而只能是肺了。又如鸟类的祖先原是有牙齿的，牙齿退化，永不再生。后来有些鸟（食肉鸟）在食肉的条件下，也只是用它们的角质喙切割食物。硬喙与牙齿截然不同，它是牙床上后起的角质片。再如，我国特产的大熊猫主要食竹类为生；但其祖先属食肉类。熊猫多生一个大趾（名为假大趾），与其他各趾对立，便于握竹攀物。原有的大趾发育不良，但仍留在原处，作为一种痕迹器官，不再发达起来（图 21-7）。

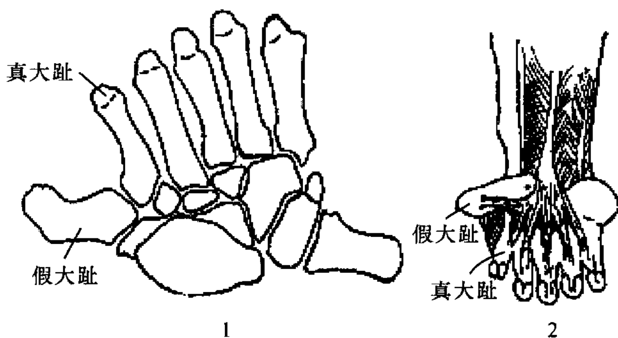


图 21-7　大熊猫的假大趾（自朱洗，从 Wood-Jone）
1. 大熊猫右前脚的骨相　2. 前左脚的肌肉解剖图，示明原来大趾上有肌肉支分到假大趾上去

总之，古生物学的研究指出，进化是不可逆的。远古时代的少数生物祖先，按照进化的规律不断变化、发展。经过几亿年的时间，形成了目前这一种类纷繁的生物世界。这里，很容易产生两个问题：

其一，生物既然在不断的进化中，为什么至今仍有大量的单细胞和其他低等生物呢？这是一个很复杂的问题。然而，今天的单细胞生物与远古时代的单细胞生物（即它们的远祖）并不相同，无论是结构还是功能都是有区别的。同时，所谓生物的进化，例如鱼类向两栖类的进化，并不是说现代的两栖类是由现代的鱼类演化而来的，而是指远古的鱼类有一支向陆生的方向发展，逐渐进化为两栖类；鱼类的另一支则向着原有水生的方向发展，成为现代的鱼类。

其二，既然生物进化是不可逆的，那么对所谓返祖现象作何解释？返祖现象是客观存在的事实：达尔文曾提到，杂种的鸽子可以出现野鸽的形状；杂种的鸡可以产生原鸡的羽毛颜色。家猪身上可以发现野猪的毛色；马身上也能发现斑马的皮毛。我国辽宁等地多次发现的“毛孩”，也是一种返祖现象。应当承认，这类现象是一种历史的重演，与进化的不可逆性是不一致的。然而这类现象毕竟是少量的、局部的。性状的可逆表达，作为生物体的整体性状是不可逆的。朱洗对这个现象作了某些说明，他认为进化不可逆的理论是相对的。因此，他指出：对生物进化的不可逆性，我们不能过分强调，不能将它看得太死板。

2. 理论依据　生物进化理论（具体见第五节）认为，生物进化的内因是生物自身遗传物质的不定向的随机性的改变，外因是环境条件的变化等。生物的进化是内外因长期综合作用的结果，要使内外因同步返回或重复是不可能的，所以生物进化是不可逆的。

生物进化既然是不可逆的，我们生物学工作者就有必要应用这个规律，保护有益生物，控制有害生物，促进生物多样性，使自然界更好地为人类服务。

二、生物进化的速度

生物进化的速度表现在加速进化和不平衡性的进化两方面。

（一）进化中的加速度现象

真核生物出现便有了有性生殖，由于基因重组产生了更多的变异类型，因而加速了生物的进化。并且，生物形态结构越复杂、越高等，进化速度越快。例如，从 35 亿年前到 18 亿年前的 17 亿年的漫长岁月中，生物界仅仅完成了从原核生物进化到真核生物；从 18 亿年前到 3 亿 5 千年前的 14 亿年中，从真核单细胞生物分化进化成了植物、动物和真菌。

从 3 亿 5 千万年（即古生代的石炭纪）一直到现阶段，这段时间与前面的 14 亿年相比，则要短得多。但是在生命发展的历史上，却出现了一系列重大的飞跃，其速度之快，的确是令人惊异的。如在植物方面，完成了从蕨类植物向裸子植物和被子植物的演化；在动物方面实现了从爬行类到鸟类、到哺乳类的发展，一直到我们人类自己的诞生。

（二）进化的不平衡性

生物进化的速度，从总体上看具有加速度发展的趋势。但对于不同的生物来说，又显得很不平衡，古生物学的资料证实，它有慢，有快，也有的是中等速度。

1. 低速进化　低速进化的生物统称为活化石。低速进化的实例，在动物界中有腕足纲的海豆芽、肢口纲的鲎、鱼纲的矛尾鱼、爬行纲的鳄蜥、哺乳纲的负鼠和大熊猫等。海豆芽自奥陶纪以来，一直延续至今，整整5亿年中，没有显著的变化。现在的鲎与2亿多年前的祖先非常相似。矛尾鱼也称“拉蒂迈鱼”，是总鳍鱼类中生存至今的唯一类型，它也大约已生活了1亿3千万年以上。除此以外，还有牡蛎（*Ostrea*）、肺鱼、扬子鳄、鸭嘴兽等也都属于这一类型。

在植物界中，也有许多古老的类型。例如杉科的水杉、银杏科的银杏等，延续至今日，很少变化。

2. 中速进化　在这类进化中，马科是比较典型的代表。从始新世的始祖马到现代马约有6千万年的历史。斯特宾斯认为，马的进化大约每250万年（或25万代）出一个新种。

3. 高速进化　在动物界中以哺乳类较明显。澳洲的有袋类在白垩纪出现以后，大约只经过5千万年的时间，便产生出各种类型，达到了高度专门化的程度。

人类的进化则更快，现代人同200万～150万年前的直立人就有显著的区别（例如，现代人脑量增加、体长增高、吻部缩短等）。

在植物界中多倍体形成新种，可在较短时间内完成。

根据斯特宾斯的意见，如果每1000代产生一个新种，就肯定可以算为高速进化。但是最高速度究竟为多少，还难以估计。

三、多细胞生物进化的总特点

由上所述，多细胞生物进化的特点至少可以概括为进步性、阶段性和适应性三个方面。

（一）进步性

生物进化是由少到多、由低级到高级、由简单到复杂的进步性发展。例如，多细胞动物的进化，最初出现的是原始的无脊椎动物，生活在水中，以后依次出现鱼类，水陆栖的两栖类，成功登陆的爬行类，又由爬行类进化出鸟类和哺乳类，最后才出现人类。在植物方面，由藻类进化到蕨类，由裸子植物进化到被子植物，同样表现出一定的进化顺序。而且它最初也在水中，是从石炭纪开始登陆的。

又如，进化也是在新生和绝灭相联系的过程中进行的。旧的类型不断消失，新的类型不断产生，这就是进化。绝灭的生物主要是门以下的类型，包括纲、目、科、属和种。在石炭纪、二叠纪时，两栖类发育最盛，但至今大多数已经绝灭，留下的则很少；在爬行类中，灭亡的有10多个目，现存的仅4个目。目以下的生物类型，绝灭的就更多了。就物种等级来说，估计绝灭的约占总数的99%。没有新旧交替，生物也无法进化。恐龙类如果不在中生代末绝灭，从而让出许多生态位，哺乳类就不可能在新生代得到发展。新生的物种从某些旧物种中产生出来，它代表着进化的一面，前进的、发展的一面。因此，新与旧的交替过程，也是进步性发展的一种形式。

（二）阶段性

生物进化是阶段性与连续性相结合的一种阶段性发展。首先，生物的进化是间断的。以大类来说，从无脊椎动物到鱼类、两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类、人类；以一个物种马来说，从始祖马到渐新马、中新马、上新马、现代马。这些都是间断性的突出表现。其次，生物进化又是连续的。各种生物之间都存在着一定的联系，也没有什么绝对分明和固定不变的界限。例如，生物的进化是有许多中间过渡类型连接起来的。最初的两栖类与鱼类相似，最初的爬行类与两栖类相似，最初的哺乳类、鸟类与爬行类相似。前面提到的始祖鸟便有许多方面与爬行类相似；原始的种子蕨也是一种典型的过渡植物。此外，在物种的进化过程中，也有许多中间的过渡类型联结着。

（三）适应性

1. 生物适应环境的方式

（1）形态结构上的适应　如植物的花色和花形对传粉途径的适应，根茎叶的结构特点适应陆生或水生的环境，动物的体形或体色对环境的适应等。

(2)生理上的适应　如天热人会出汗、居于高海拔地区时红细胞会增多;太阳光过强,植物气孔会关闭等等。

(3)行为上的适应　如金龟子遇警会静伏假死,乌贼遇警时释放墨汁,黄鼬遇敌释放臭气等。

2. 生物适应的普遍性　现代生物都是经过自然选择的长期过程,因此都具有对环境的适应能力。所以生物适应性是普遍存在的。以下是几个生物适应环境的特例:

(1)花对于昆虫采粉的适应　依靠蜜蜂传粉的花都有鲜艳的黄色或蓝色,但极少红色,因为蜜蜂不能识别红色;都有芬芳的香味,都是白天开放,并且常常具有一个供蜜蜂停落的结构。依靠蜂鸟传粉的花大多有鲜艳的红色及黄色,很少有香味,并且不具有供蜂鸟停落的结构,因为蜂鸟只能看出红色与黄色,并且是在飞翔时采粉的。依靠蛾类传粉的花多是晚间开放,白色或淡色,并且大多有香味。依靠蝇类传粉的花大多有臭味,颜色晦暗,因为蝇类不靠色觉,而靠嗅觉找到食物。

(2)隐蔽色或保护色　如某动物的体色与环境的色泽相似,因而能够隐蔽,不为天敌所发现。如生活在青草丛中的蚱蜢具有草绿色的体色。寒带的雷鸟在冰天雪地的冬天羽毛是洁白色的;一到夏天就换上棕褐色的羽毛,与夏季苔原的斑驳色彩很相近;变色龙还能随环境的变化而改变体色以适应环境。

(3)恶臭　有些动物有臭味,能分泌毒物或味道不好吃,如--些蟑螈,黄鼬等。

(4)警戒色　有些动物具有与环境对比十分鲜明或恐怖的颜色,引起捕食者的注意,使捕食者不去袭击它们。因此它们的鲜艳色泽称为警戒色,如红黄斑点的毛虫、瓢虫、黑色的马陆、银环蛇等,这类动物往往还有毒刺、恶臭等。

(5)拟态　有此动物虽然没有毒刺等武器,不分泌毒物,也没有不好吃的味道,它们却和某些有毒刺、能分泌毒物或不好吃的动物或非生物的形状相似,使捕食者不敢袭击或不愿袭击。例如,许多种食蚜蛀虽无毒刺,但形状、色泽与蜜蜂很相似;一种不具有臭味的蝴蝶(*Limenitis arohippus*)模拟一种有臭味的蝴蝶(*Danaus plexippus*)等。这种拟态的特点是"以假乱真"。没有抵抗敌害能力的动物长得很像有"本领"的动物,从而取得欺骗捕食者的效果。还有一种拟态是几种都有抵抗能力的动物,形态大小很相似,使捕食者只要捕食其中一种动物的一个个体,知道它不可食之后,对其他几种形态相似的动物,就不再捕捉了。例如,蜜蜂、土蜂和马蜂形态相似,都有毒刺,就是这种类型的拟态。这种拟态对捕食者和被捕者都有利。捕食者可减少无益的尝试,捉到一个个体就"知道"所有这几种动物都是不可食的,被捕者也因此而减少了牺牲。

3. 生物适应的相对性　一般说来,只有那些有适应意义的性状才能在进化中被保留下来,但是,在生物界的某些生物个体中确实存在一些没有适应意义的性状。这原因可能有以下三种情况:

① 在较小的生物群体(种群)中,偶然发生的有适应性的性状由于个体偶然死亡而失去,结果不适应的特征就保留下来了;或者发生了不适应的突变,由于种群小,缺少竞争,因而可以保留下来。

② 不适应的特征与另一有适应性的特征有相关性,由于后一特征被选择保留下来,前一特征也同时被保留下来。例如,非洲人的镰刀形细胞贫血症(隐性基因)显然是不适应的特征,但是这个有害的基因却被保存下来。这是因为这一基因使患者对疟疾有较强的抵抗作用,因而被保留下来了。

③ 以前曾经是适应的性状,在环境改变之后,虽然没有适应意义了,但还没有完全被淘汰,还保留着一些遗迹,如一些退化器官就是如此。

第三节　物种的形成

一、物种的概念

一般认为,物种是形态上类似的,彼此之间能够交配并产生可育后代的所有生物个体的总和,是生物分类的最基本单位。有关物种的概念,根据不同的角度有不同的定义,但作为同一物种的个体都具有以下的特征:①形态、结构和生理功能上类似;②具有相同的生态位;③共享同一个基因库,彼此间可以交配并产生可育后代,而与其他物种的个体之间存在生殖隔离,这点是最为重要的特征。

二、物种的形成及其基本条件

(一)物种形成的主要标志

物种形成的主要标志就是生物类型在进化中出现间断性,即出现明显的界限,这个界限最主要的是生殖隔离。

生物种内差异通常是连续的,而种间差异是间断的。但是,种间的差异是从种内的差异发展而来的。

(二)物种形成的基本条件

第一,种群中的遗传物质要发生变异,包括基因突变、基因重组和染色体变异。第二,存在引起种群基因频率发生改变的因素,如自然选择、迁移、遗传漂变、小种群、不随机交配等。第三,产生生殖隔离,这是新物种区别于原物种的根本标志。

三、隔离在物种形成中的作用

(一)隔离的概念

隔离是指在自然界中生物不能自由交配或交配后不能产生可育后代的现象。隔离可分为地理隔离和生殖隔离。地理隔离是因为地理障碍(即空间障碍)引起种群之间的不同个体不能相遇而存在的隔离。生殖隔离是指种群之间的不同个体不是没有机会相遇,而是因在形态结构、生理、行为、生活习性和方式等生物学特征上的差异所造成的不能交配或虽能交配但不能产生可育后代的隔离。生殖隔离表现在生态隔离、季节隔离、发育隔离、行为隔离、机械隔离、配子隔离、杂种不活、杂种不育、杂种淘汰等方面。

(二)隔离机制

隔离机制指造成两个或几个亲缘关系比较接近的类群之间不易交配或交配后子代不育的原因。隔离机制如发生在交配以前,有地理隔离、生态隔离、季节隔离、发育隔离、行为隔离、机械隔离等;如发生在交配以后,有配子或配子体隔离、杂种不活、杂种不育、杂种淘汰等。

1. 交配前隔离

(1)地理隔离　造成地理隔离的障碍,对于陆生生物往往是水域(如海、河)、山脉、沙漠等。水生生物地理隔离的屏障一般是陆地。

地理隔离在物种形成中起着促进性状分歧的作用。分歧的程度与隔离时间的长短有一定的相关性,它是生殖隔离必要的先决条件之一(还有杂交和产生多倍体,这在后面有介绍)。自然界中现存的物种和亚种差不多都各有特殊的分布区,就是这个原因。以美洲绵尾兔分布为例,在美国东部棉尾兔有 8 个种,而在西部多山地区则有 23 个种,说明在多山环境中地理隔离在物种形成中起了重要作用。

(2)生态隔离　生态隔离即种群中的有关个体生存在同一地域内的不同生境所发生的隔离。它在一定程度上表现了地理隔离。例如体虱和头虱由于寄生的场所不同,已形成了不同的适应特征。它们在某种条件下可以相互杂交,但后代常有不正常的个体。这表示经过了生态隔离,两者已经发生了一定的分化。

生态隔离大半由于不同种群所需要的食物和所习惯的气候条件有所差异而形成的。

(3)季节隔离　季节隔离又称时间隔离,即交配或开花的时期发生在不同的季节所引起的隔离。

许多无脊椎动物和植物的性成熟经常表现出比较严格的季节性。如果不同种群的性成熟时间不一致,彼此就没有机会杂交。如大西洋鲱鱼形成了占据广大分布区域的几个种群,有一些在春季产卵,有一些在秋季产卵,因此这些种群之间不能杂交,已经产生的隔离促进它们之间的性状分歧。不过高等脊椎动物由于生殖季节比较长,大半不容易有季节隔离现象。

不同种的植物,散布花粉的时间可能不同。有些在早晨,有些则在黄昏,而不同植物的柱头也以不同的时间接受花粉,这就实现了时间隔离。

(4)行为隔离　行为隔离是指 2 个种或种群由于行为的不同,主要是交配行为的不同而产生的生殖隔离。许多动物,如鸟类、鱼类、昆虫等都有一定的而且各不相同的求偶行为,如蟋蟀、蝉等昆虫在求偶季节发出一定鸣声,同种雌虫应声而来,异种雌虫无反应。美洲一种招潮蟹在生殖季节以其特大的螯肢做出一系列动作来传递求偶信息,同种雌蟹能识别这种信息而前来相会、交配,异种蟹对此无动于衷,因而不能发生异种间杂交。

(5)机械隔离　机械隔离也称形态隔离，指的是生殖器或花器部分在形态上的差异而出现的隔离。许多种相似昆虫的外生殖器的区别，某些花的花粉囊与柱头形态上的不同都可造成隔离。由于这些现象存在，隔离群之间不能交配，或不能授粉，因而防止了杂交。例如兰科、萝藦科、豆科等植物，由于花器形态的精微和特殊，机械隔离的现象尤为突出。

2. 交配后隔离

(1)配子或配子体隔离　配子或配子体隔离即一个物种的精子或花粉管不能被吸引到达卵或胚珠内，或者它在另一个物种的输卵管中不易存活的隔离。

在进行体内受精的动物中，精子进入体内后需要适宜的环境才能到达卵细胞。从鸟类人工授精的实验知道，异种的精子进入雌性体内不能活动。

在植物中，不同物种的花粉到达柱头，大半不能萌芽。即使能够萌发，花粉管生长也很缓慢，低于同一物种花粉管的生长速度，结果不能实现受精。

(2)发育隔离　可以杂交，并且精卵细胞可以结合成受精卵，但是胚胎发育不正常，不到出生就死亡。山羊与绵羊的杂交就是这种情况。

(3)杂种不活　杂种子代可以形成，但杂种在生殖之前即死亡。如某些烟草的杂交种，它们由于形成肿瘤，在开花之前死去。

(4)杂种不育　杂种子代可以存活，但是不育，不能繁殖后代。常见的例子如马与驴的杂交后代——骡，尽管骡能成活，并且生活力极强，但它不能繁殖，因此马与驴之间依然没有基因交流。

(5)杂种的淘汰或选择性消失　杂交种可以存活，并能繁殖产生后代；但杂种在自然选择中易被淘汰而消失，它们或很快全部死亡，或在长期选择中死亡，因此保留下来的仍然只是 2 个亲种。并且由于杂种总被淘汰，因此 2 个亲种各自的种内交配产生的后代逐渐增多，而 2 个亲种互相之间的杂交则逐渐被淘汰，直到完全不再发生，这时 2 个新种就建成了。估计 2 个种群形成生殖隔离时，大概总要经过这一过程。

以上各种情况一般不是单独发生的，常常几种情况同时发生，如既有生态隔离，又有行为隔离等。总之，隔离的作用是防止种群的杂交，阻止不同种群间的基因交流，并且总是由地理隔离发展成为生殖隔离，一旦发展成生殖隔离，原来属于一个种的 2 个种群便成为 2 个种了。

(三)隔离与物种形成

物种的形成之一是通过地理隔离最终导致生殖隔离的途径来实现的。因为只有隔离才能导致遗传物质交流的中断。物种形成的途径很多，例如，它可以是最初由祖先种分化成不同的种群，分布在不同的地理区域内。随后这些不同地区的种群各自发生不同的突变和重组，产生不同的变异经过自然选择，基因和基因频率定向地发生变化，于是形成了不同的"地理族"，即亚种。亚种之间的性状分歧发展到隔离后再相遇已不能有基因交流时，便产生生殖隔离并导致物种形成。这种情况最明显的例子就是大陆上的物种群体出现在不同的岛屿上所造成的变化。达尔文在加拉帕戈斯群岛所发现的许多种鸣禽正是很好的说明。这些小鸟的祖先由于偶然的原因从南美洲大陆迁来，它们逐渐分布到各个岛上去。由于水域相隔，对各岛上的鸣禽起了地理隔离的作用。又由于每个岛上的食物和栖息条件不同，在历史过程中，这种鸣禽在不同岛上逐渐分化，终于形成不同的物种。这些岛上的其他物种，如植物、爬行类等也有类似的情况。

一个群体被隔离而分为两群后，为什么会各自发展而形成两个完全不同的物种呢？这里可从三个方面进行说明：首先，两个被分开的群体基因组成或基因频率一般不会完全相同。假如被隔离形成的种群很小，按照定殖者效应的原则，它们的基因组成或基因频率可能相差很大。上述这些差异就构成各自发展不同的起因。其次，两个被分开的种群中完全可能出现不同的突变。既然被隔离的种群间不存在基因交流，一个种群中的突变不会影响另一个。因此，它们必然向各自的方向发展。第三，一般情况下，两个被分隔的种群所处的地理和生态环境是不同的，不同的自然环境进行着不同的选择。也就是说，在有的情况下某些基因被选择；在另一情况下，别的一些基因被选择。这就使被隔离的两个种群间的基因组成差异更大，促使它们向不同的方向发展。此外，遗传漂变也常常起作用，特别在隔离种群很小的情况下。

四、物种形成的方式

从形成过程或数量上看，物种的形成方式有继承式与分化式；从地区性看，物种形成方式有异域式和同域式；从形成速度上看，又可分渐变式与骤变式；从生物分类上看，也各自有其特殊性。

（一）继承式与分化式

1. 继承式物种形式　如图 21-8 左所示，一个物种在同一地区内逐渐演变成另一个物种(其物种数目不变)。这种形成的进化，可以通过研究不同地质年代形成化石的生物来比较得知。

2. 分化式物种形成　如图 21-8 右所示，一个物种在其分布范围内逐渐分化成两个以上的物种。分化式物种形成的过程，一般认为先由地理隔离或生态隔离导致生殖隔离，最终形成新种。

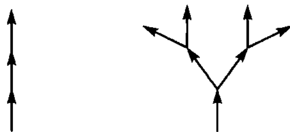


图 21-8　继承式(左)和分化式(右)

（二）异域式与同域式

1. 异域式物种形成　又称地理隔离式物种形成。当一个物种被分成两个或两个以上的地理隔离种群时，由地理隔离最终导致生殖隔离而分化成两个或两个以上的新物种。一般认为，这种方式可能是最常见的，尤其是动物新物种的产生。

2. 同域式物种形成　分布在同一地区内的种群间由于生态环境的差异等原因，它们没有机会进行交配和交流基因；如果这个种群中发生了突变，而突变个体又能适应原来野生种不能适应或不甚适应的条件，也就是说，如果这些突变个体找到了新的生态位，它们就和野生种各就各位，互不干扰了。最初它们是可以和原物种杂交的，但是不杂交对两者后代的生存更有利，因而自然选择的结果保留了互不杂交的个体，而淘汰能杂交的个体，这样 2 个新种就生成了。

这种方式主要发生在寄生性生物和植物的新物种形成过程中。例如，植物多倍体新物种的产生就属于这种方式。

3. 渐变群　如果种群很大，或者同一物种的多个种群散布在大片地理区域中，邻近的种群虽然仍可杂交，但位于极端的种群，彼此相隔很远，已不能杂交，它们只能和相邻的种群杂交，而这一相邻的种群又可和它周围的种群杂交。例如，美洲豹蛙在美国，从东北部一直连续分布到南端。将分布于东北部的豹蛙和分布于南端的豹蛙放在一起已不能生殖，即彼此已经是生殖隔离的了，但它们和邻近的蛙却能交配生殖。这样的大种群称为渐变群。那么，位于 2 个极端部分的豹蛙应不应算为 2 个新种呢？如果算是新种，分布于两者之间的种群又算什么种呢？2 个新种的界限应如何划分呢？举这个渐变群的例子只是说明物种形成的多种错综复杂的关系。在这种渐变群中，如果中间出现了地理隔离，各种群继续发展，就可能形成完全独立的种。否则两极端部分虽然出现了生殖隔离，似乎也不宜定为新种。

（三）渐变方式与骤变式

1. 渐变式物种形成　渐变式物种形成，一般认为是通过变异的种类和数量的积累，最终经过生殖隔离而形成一个或多个新种的方式。渐变式物种形成可分为继承式和分化式两种。达尔文进化论、综合进化论和中性学说都是这么认为的。

2. 骤变式物种形成　在承认物种的形成有渐变式的情况下，人们的确还发现有些物种是通过骤变式形成的，也就是说，有些物种在一、二年或三、五年就形成了。

(1)证明骤变式物种形成可有以下证据

① 生物化石的记录所显示的大多不是渐变式形成物种，而是通过骤变式形成物种的。像始祖鸟化石的确能证明鸟类是由古爬行类进化而来的，但至今为止还没有找到古爬行类与始祖鸟之间，始祖鸟与鸟类之间的过渡动物物种的化石。这说明在古爬行类中形成始祖鸟和在始祖鸟中出现鸟类都是骤变形成的。

② 如生物物种的形成都是渐进的，那么无法解释各种适应性器官的结构在尚未发展完善之前是怎样逃脱选择压的。

(2)骤变式物种形成的特点　① 时间短，仅几年便可；② 新老物种差异大，往往分别属于不同的属、科，甚至更高的分类阶元；③ 属于同域式物种形成方式。

(3)骤变式物种形成的途径　骤变式物种形成的途径最有代表性的是通过杂交和多倍体形成新物种。

① 杂交形成新物种　杂交在生物界极为广泛。如在 700 多种的山楂中，大部分是杂交所形成的。又

如在一个山地生长着两个物种的鸭跖草(图 21-9):*Tradescantia canaliculata* 和 *T. subaspera*。前者生长在阳光充分的悬崖顶上,后者生长在悬崖底下的林荫里。它们各自适应于各自的环境。在某些山地的坡度比较和缓的地方,山顶的物种就沿着斜坡向下扩展,林荫下的物种(T. S)则沿着斜坡向上扩展,它们在斜坡上相遇,并且杂交产生出种间杂种。这个杂种具有物种双亲的性状,并且生长旺盛。这个杂种在那种中间地带的环境里是有利的,任何亲物种都不能同它在那里进行竞争。显然,这对物种的进化提供了良好的机会。与这种情况相类似的现象,在植物界里并不是稀有的事情。

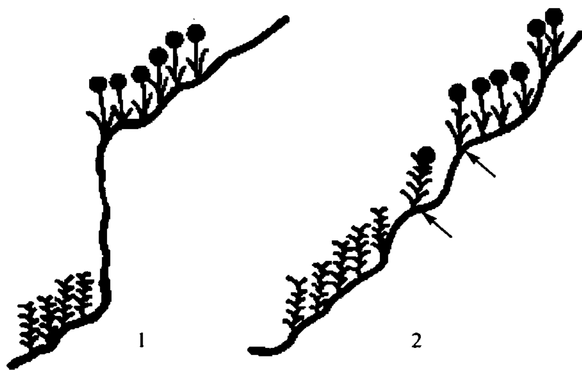


图 21-9 鸭跖草两个物种的隔离和杂交(自辛诺特等,从 Anderson 和 Hubricht)

1. 隔离状态:一个物种在悬崖上,另一物种在山下 2. 两个物种在山坡上相遇,产生了种间杂种

② 产生多倍体形成新物种 由于多倍体生物一旦形成,它和原来的物种就发生生殖隔离而成为新物种。所以这种方式也是爆发式的。多倍体生物是普遍存在的,据报道,多倍体在双子叶植物中约占 43%,在单子叶植物中约占 58%。一些重要的农作物,如小麦、燕麦、棉、烟草、马铃薯、香蕉、甘蔗和咖啡等都是多倍体。近年来,在低等脊椎动物中,尤其是鱼类、两栖类中也发现有多种类型的多倍体。多倍体生物的类型可分为同源多倍体和异源多倍体。

同源多倍体较为少见。这是由于某种原因(如温度骤变)而使染色体复制后,细胞不随之分裂,结果细胞中的染色体加了倍。如 20 世纪初,荷兰遗传学家研究一种月见草(夜来香)的遗传,发现一株月见草的染色体增加了一倍,由原来的 24 个($2n$)变成了 48 个($4n$),成了同源四倍体。由于这个四倍体植物与原来的二倍体植物杂交产生不育的三倍体。所以这个四倍体植物便成了一个新物种,并被定名为 *Oenothera gigas*。

异源多倍体是较为普遍的。现在的栽培小麦就是这样起源的。大约 6000 年前,一种有 14 个染色体(二倍体)的野生小麦,称为一粒小麦,与一种杂草山羊草杂交。这种杂草的正常二倍体也是 14 个染色体,但是它们与一粒小麦的 14 个染色体不同(不同源),因此不能配对,所以杂交后代是不育的。但是,由于未知的原因,这个杂交后代忽然染色体加倍,形成了一个异源多倍体,即二粒小麦。二粒小麦具有 28 个染色体,或 14 对染色体。二粒小麦与另一种二倍体山羊草杂交,二粒小麦有 28 个染色体,山羊草只有 14 个染色体,杂交的后代又是不育的。由于未知的原因,这个杂交种的染色体又忽然加倍,形成了具有 42 个(28+14)染色体的异源多倍体,即现在栽培的普通小麦(图 21-10)。

我国农业科学家培育的小黑麦也是异源多倍体新种(图 21-11)。小麦有 42 个染色体($6n=42$),黑麦有 14 个染色体($2n=14$)。小麦与黑麦杂交产生含 21+7 个染色体的杂种。由于染色体不能配对,杂种不育。但是用秋水仙素处理,使染色体数目加倍(42+14),这样就成了有繁殖能力的异源八倍体的小黑麦新种了。

由此可见,异源多倍体新物种是由两物种间杂交得到杂种,尔后染色体加倍形成的。

根据以上各种物种形成方式可以得知,物种形成的途径至少有以下三个:①变异的产生,变异的积累再通过隔离产生新物种;②杂交产生新物种;③通过染色体加倍产生新物种。

五、物种形成与生物进化

在达尔文看来,物种形成与生物进化似乎是一回事,但事实上两者是有区别的。例如,任何基因频率的改变,不论其变化大小如何,都属进化的范围。而作为物种的形成,则必须当基因频率的改变在突破种的界

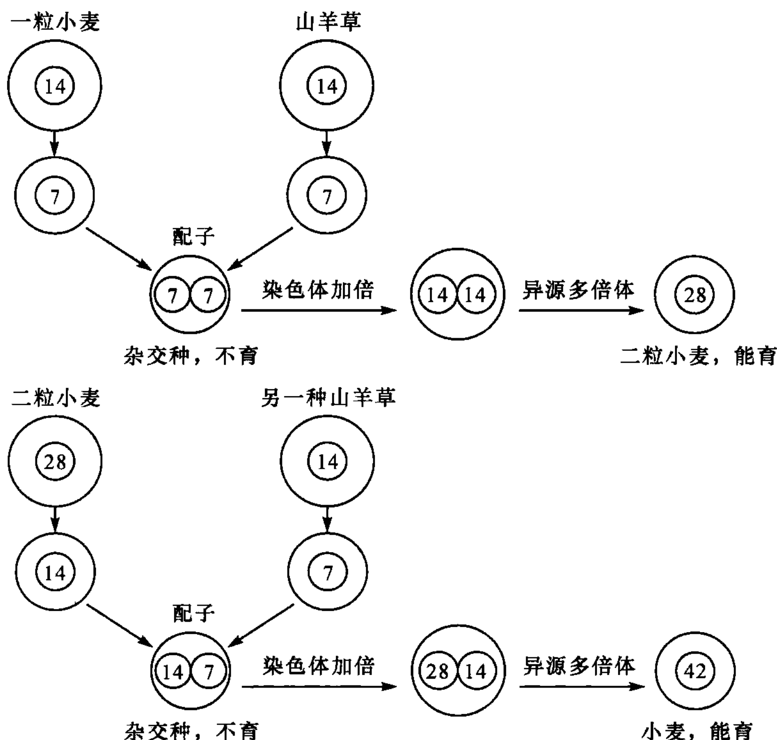


图 21-10　小麦种的起源

A. 一粒小麦和一种山羊草杂交，染色体加倍，产生二粒小麦

B. 二粒小麦和另一种山羊草杂交，染色体加倍产生小麦

限时方可成立。那么，它们两者的关系如何呢？大体可以有这样三个方面：

（一）物种形成是生物谱系进化中的一个主要环节

生物的谱系进化包括门、纲、目、科、属、种、半种、亚种等顺序排列。种以上分类单元的进化称种上进化，即巨进化；种以下分类单元的进化称种内进化，即小进化；物种形成则在上述两者之间，又称大进化，它是种上进化的起点，又是种内进化的终点。因而在整个谱系进化中，它是一个重要的环节。

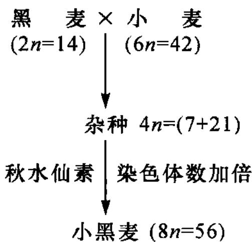


图 21-11　小黑麦的培育

（二）物种的形成为生物进化的不可逆性奠定基础

物种的形成是种内连续性的间断，一般意味着生殖隔离的产生。新种一旦形成就增加了生物的稳定性，其所具有的性状和特性得到了巩固。因此，物种的形成是生物进化中不可逆性的基础。

（三）物种形成是生物多样性的原因

物种形成本身就表示生物类型的增加。同时，它也意味着有新的生物以新的方式利用环境条件的开始，从而为生物的进一步发展开辟新的前景。例如，有花植物的出现，为昆虫的繁荣创造了条件；而昆虫的出现，则是食虫鸟类形成的前奏。这些鸟类的出现又促进了新的猎食兽类和寄生生物的进化，如此等等。

总之，物种的形成是生物进化的基本问题。没有物种的形成就没有进化，也无从谈生物界的系统发展。

六、物种的绝灭和灾变

在生物进化的漫长岁月中，很多物种绝灭了。现存的物种不过是全部种数的千分之一到十万分之一。生物学和地质学的研究告诉我们，大约每隔 2600 万年 2800 万年，生物界就要发生一次大规模的物种绝灭，其中规模最大的几次如表 21-2 所示。

不过，灾变时，大批物种绝灭了，但仍有相当的物种存活下来，这些存活的物种在新的环境中继续发展

进化而成为灾变后的新的生物界。

至于生物大绝灭这一历史现象的原因，有迹象表明是地球历史上可能发生过灾变，例如“彗星的轰击”、“板块愈合”、“海平面升降”等等。

表 21-2　地球上几次规模大的物种绝灭

代	纪	距今(单位：100 万年)	大　绝　灭
新生代	第四纪	0.01	一些大型哺乳类和鸟类
	第三纪	65	
中生代	白垩纪	135	恐龙等大型爬行动类，有孔虫，一些软体动物，全部菊石等
	侏罗纪	180	
	三叠纪	230	爬行类、菊石类(软体动物)以及其他很多动物(约 1/3 科)
古生代	二叠纪	270	95%海洋物种，苔藓虫大部，腕足类大部，三叶虫全部，很多植物，一些两栖类
	石炭纪	345	
	泥盆纪	405	无颌类，盾皮鱼，多种三叶虫，动物界的 1/3 科绝灭
	志留纪	425	
	奥陶纪	500	
	寒武纪	600	动物界 1/2 科绝灭，三叶虫开始没落

第四节　生物进化的依据

一、生物进化的证据

(一)古生物学研究提供的证据

化石是古生物学研究的对象，因为化石是保存在地层中的古代生物的遗体、遗迹或遗物，所以对化石的研究能够直接地反映出生物界进化发展的历史过程，为生物的进化提供了最可靠、最有力的证据。以下是三个化石研究的实例：

1. 对马化石的研究，证明了马的进化历程是：始祖马(4 趾)→三趾马→现代马(单趾)。
2. 对始祖鸟化石的研究，具体地说明了鸟类起源于古代爬行类。
3. 对种子蕨化石的研究，具体地说明了裸子植物起源于古代蕨类植物。

(二)比较解剖学研究提供的证据

1. 同源器官和同功器官　同源器官是指起源相同，结构和部位相似，而形态和功能不同的器官。同源器官的存在，证明凡是具有同源器官的生物，都是由共同的原始祖先进化而来的。只是在进化过程中，由于它们的生活环境不同，同源器官适应于不同的生活环境，逐渐出现了形态和功能上的差异。

同功器官是指外形相似，功能相同，内部结构和起源不同的器官。例如，鸟的翅膀和昆虫的翅；葡萄的茎卷须和豌豆的叶卷须。同功器官的存在不说明进化的共源性，但说明具有同功器官的生物适应相同的生活环境，某些器官由于用于同一功能，因而在发展中趋同一致，保留了相似的形态。

2. 痕迹器官或退化器官　痕迹器官是指在生物体上已经没有作用，但仍然保留着的器官。例如人的蚓突(阑尾)，某些蛇类保留着的四肢残余等。在植物中也有痕迹器官，例如荸荠茎节上着生的鳞片是退化的叶；小麦花的内稃和桨片是退化的花被等。由痕迹器官的存在可以追溯某些生物之间的亲缘关系，如人的蚓突说明人来源于有盲肠的动物，蛇的残存四肢说明了它们的祖先是四足类动物。

(三)胚胎学研究提供的证据

(1)所有的高等生物的胚胎发育都是从一个受精卵开始的,这实际上说明了高等生物都起源于低等的单细胞生物。

(2)比较脊椎动物和人的胚胎发育,它们的早期发育阶段都很相似。例如,都有尾和鳃裂,说明它们都是由古代原始的共同祖先进化而来的,而古代原始的共同祖先是生活在水中的,同时也说明人是从有尾的动物进化而来的。通过脊椎动物和人的胚胎发育的比较,说明了生物界的统一起源,也显示了各种脊椎动物之间有一定的亲缘关系。

(3)生物发生律又叫生物重演律,是胚胎学研究对进化论最有力的证据。生物发生律是德国人赫克尔(E. Haeckel,1834—1919)在1866年《普通形态学》一书中提出的,其内容是:生物发展史可分为两个相互密切联系的部分,即个体发育和系统发育,也就是个体发育历史和由同一起源所产生的生物群的发展历史;个体发育史是系统发育史的简单而迅速的重演。例如,一个哺乳动物以一个受精卵发育开始,经历的囊胚、原肠胚、三胚层等相当于无脊椎动物的阶段,再出现鳃裂和心脏的一心房一心室(相当于鱼类的阶段),再出现心脏的分隔变化(二心房、一心室→二心房、有不完全隔膜的一心室→二心房、二心室),相当于鱼类、两栖类、爬行类和哺乳类的阶段。这一实例说明了哺乳动物个体发育的过程,简单而迅速地重演了哺乳动物系统发育或进化的过程。这种重演现象在生物界中普遍存在,不仅见于形态结构,也见于生理生化等方面,如人的胚胎不同时期所排出的含N废物成分就是一个见证:在整个胚胎发育过程中,含N废物的成分由氨、到尿酸、到尿素。

(四)生物学研究提供的证据

比较生理学,主要是血清的鉴别,也为生物进化提供了证据。具体已在第六章《生物系统学综述》中作过介绍。

(五)生物化学研究提供的证据

通过生物化学的分析可知,构成一切生物体的元素是一样的;构成蛋白质的20种氨基酸是一样的;构成DNA的四种脱氧核苷酸及构成RNA的四种核糖核苷酸是一样的;所有的遗传物质和遗传密码是一样的;各种生命活动中的高能化合物ATP是一样的;各种生物体内的糖酵解过程都是相同的。这些证据,说明了生物界各种生物的结构和基本生命活动方面的高度一致性,说明了一切生物都有共同的起源。

另外一些证据也揭示了各种生物之间有不同程度的亲缘关系。例如,分析不同物种的同一种蛋白质的氨基酸组成及其排列顺序,可以看出各种生物之间的亲缘关系。通过DNA分子的杂交技术来分析两物种的同一类型的DNA分子的碱基序列的相似性,也可以说明物种间的亲缘关系。

(六)遗传学研究提供的证据

亲缘关系相近的生物物种之间染色体的结构具有相似性,这也是进化的证据之一。近似种的染色体数目常常相近,如人的体细胞中有46条染色体,猩猩和黑猩猩的体细胞中都有48条染色体。另外,在高等植物中,染色体的多倍化,可以形成具有亲缘关系的类群。比如小麦种的染色体基数$X=7$,而单粒小麦、二粒小麦和普通小麦的体细胞中染色体数分别为14、28和42,这三种染色体核型形成一个系统,说明了它们之间的亲缘关系。

近亲种间的亲缘关系,也与染色体的内部结构相关。例如,将两种果蝇杂交,可得到杂种,观察这一杂种的染色体时,可以看到在减数分裂第Ⅰ次分裂的前期,它们有些部分还是可以配对的,有些部分不能配对。配对部分说明了它们具有相同的遗传物质,相同的基因序列,这个相同的唯一解释就是它们有共同的祖先。目前,已经把许多种果蝇进行杂交,并用此法来鉴定它们的亲缘关系。

(七)生物地理学研究提供的证据

地球上生物的地理分布,特别是结合古代生物的地理分布,也能说明生物的进化过程。例如,澳洲和新西兰为什么真兽类极少,而哺乳动物都是有袋类(袋鼠、袋狼等)及单孔类(鸭嘴兽、针鼹等),唯一合理的解释是澳洲地区在真兽类发生以前就脱离了大陆,因而真兽类极少,维持在原始哺乳动物的水平。由于地理的隔离,后来北方大陆出现的真兽类也无法进入该地区。再如,与南美邻近的太平洋加拉帕戈斯群岛上有14种地雀,它们与南美大陆的地雀已经不同,但又有一定的相似性。这说明海岛上的地雀起源于邻近的大陆,只是在历史发展过程中,各岛上的地雀在不同的生态小环境中形成了不同的适应,才分别演变为不同的

地雀种。再如，我国台湾省、海南省的动物，基本上都是我国大陆的类型，如台湾的白冠长尾雉、海南的黑长臂猿等都与大陆类型相似，但又有特殊动物如台湾猴、海南坡鹿等。

二、生物进化的理论

基因型和基因的变化，是所有变化的基础。在分子水平上，进化是由群体的基因组成的变化所造成的；基因型和环境相互作用，则是实现生物体表型进化的必要前提。分子水平的进化分两个过程：首先是有突变和重组，由此产生的变异为进化提供原材料；再就是自然选择或随机漂变，使发生了遗传变异的个体有差别地世代相传下去。生物进化理论有许多，但对生物进化理论的诞生和发展有重要影响的主要有以下几个学说。

(一)拉马克的进化学说

1.拉马克进化学说的主要内容

(1)一切物种都是从其他的物种传衍而来的，而生物的变异和进化又是一个连续的缓慢的过程。

(2)环境的改变使生物发生适应性的进化，环境的改变能够引起生物的变异，环境的多样性是生物多样性的主要原因。

(3)对于有神经系统和习性复杂的动物产生变异(适应)的原因，除环境变化和杂交外，更重要的是通过用进废退和获得的性状能遗传。

2.拉马克的用进废退学说　拉马克的用进废退学说的中心论点是：环境变化是物种变化的原因。拉马克1809年出版了《动物的哲学》一书，系统地阐述了他的进化学说，提出了两个法则：一个是用进废退；一个是获得性遗性。

(1)用进废退　凡是没有达到其发展限度的每一种动物，它的任何器官，在环境条件的影响下，受到动物本身的意志、欲望等的作用，如果比较持续地使用，则会逐渐增强这个器官，使它发达起来，其发达程度与所使用的时间成正比。相反，任何器官如不经常使用，则会逐渐衰弱，其功能减退，最后导致器官的退化或消失。

(2)获得性遗传　在环境条件的影响下，一个动物由于经常使用某器官或经常不用某器官，就会发展某器官或丧失某些器官。这种获得的变异，要是为两性亲体所共有，那么这些变异就能通过生殖作用而遗传给下一代。

拉马克用自己提出的法则，解释了长颈鹿颈长、腿长的形成和其他一些动物适应的实例。可见，用进废退学说强调的是器官水平上的进化。

3.对拉马克进化学说的评价　拉马克是现代进化论的最初奠基者之一，是他第一次从生物与环境的相互关系方面探讨了生物进化的动力，为达尔文进化理论的产生，提供了一定的理论基础。但是拉马克学说缺乏科学的论据，他的获得性遗传的理论目前已被绝大多数学者否定，因为后天获得的性状一般是不遗传的。另外，拉马克还认为，动物有所谓意志和欲望，存在着一种固有的趋向于完善的动力，这也是错误的和唯心的。

(二)达尔文进化理论

1.达尔文进化论的主要内容

(1)达尔文认为，世界不是静止的而是进化的。物种不断地变异，新种产生，旧种灭绝。

(2)生物进化是逐渐和连续的，其中不存在不连续的变异或突变。

以上两个观点与拉马克学说一致。

(3)生物个体间都有或近或远的亲缘关系，它们有着共同的祖先。达尔文的这一论述，与拉马克的多元论不同，它是属于一元论的范畴(图21-12)。

(4)自然选择是生物进化的重要途径。这是达尔文进化论的核心。

2.人工选择学说　人工选择学说是自然选择学说的基础，达尔文从人工选择领悟到了自然选择。

首先，达尔文注意到生物具有遗传和变异的现象，然后根据生物具有遗传和变异现象的事实和对动植物育种工作的观察，从理论上解释了家禽、家畜及栽培植物品种的起源，提出了人工选择学说。达尔文认为，在人工选择的过程中，主要有三个因素起作用：①是变异，变异是形成新品种的原始材料，是人工选择的前提；②是遗传，只有变异而不能遗传，是不能形成新类型的，因此，遗传是传递变异的力量，只有可遗传的

变异才具有选择的价值；③人们对变异进行有目的的选择和培育，只有根据人们的需要，不断地对变异进行汰劣留良，使变异逐步向一定的方向积累，才能创造出形形色色、各种各样的动植物新品种。

例如，家鸡的各种品种是起源于野生的原鸡，当人们在饲养野生原鸡时，发现原鸡有不同的变异，人们根据不同的需要选择各种变异，有的选择产卵多一些的，有的选择产肉多一些的，而淘汰那些产卵少或产肉少的个体。选择下来的个体让它们繁殖，通过遗传逐代积累变异，这样，一代一代地向着人们各自需要的方向选择下去，就形成了鸡的不同的品种。可见，没有变异就没有选择的原始材料；没有遗传，就没有变异的传递和积累；没有人为的选择，就没有变异的定向发展。

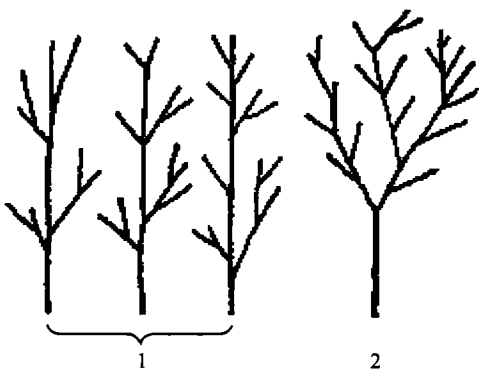


图 21-12　拉马克的多元论与达尔文的一元论（仿方宗熙）

1. 拉马克观点：生物起源和进化的多元系统。各系统在开始时，源于自然发生。
2. 达尔文观点：生物起源的一元系统。最早生命由化学进化产生

3. 自然选择学说　在人工选择中，起主导作用的是人，而在自然选择中，起主导作用的则是自然界。达尔文学说表明，生物都具有繁殖过剩的倾向，即每个物种产生比能生存的多得多的后代。但生物的生存空间和食物等生存资源都是有限的，所以它们必须为生存而斗争。达尔文所讲的生存斗争或生存竞争包括种内斗争、种间斗争和生物跟无机环境的斗争三个方面。在同一群体的不同个体之间具有不同的变异，有些变异对生存比较有利，有些则不利。在生存斗争中就出现适者生存、不适者淘汰的现象。上述的过程就是达尔文所说的自然选择。

生物经自然选择后的有利性状为什么会在后代中得到保留并发展成新种呢？达尔文采用了拉马克获得性状遗传的原理作了解释。达尔文还认为，自然环境变化大都是有方向的，因此，经过长期的有方向的选择，即定向选择，微小的变异得到累积而成为显著的变异，最终可能导致新种的形成。可见，达尔文的自然选择学说的主要内容可归纳为：过度繁殖，生存斗争（也叫生存竞争），遗传和变异，适者生存。现归纳如图 21-13 所示。

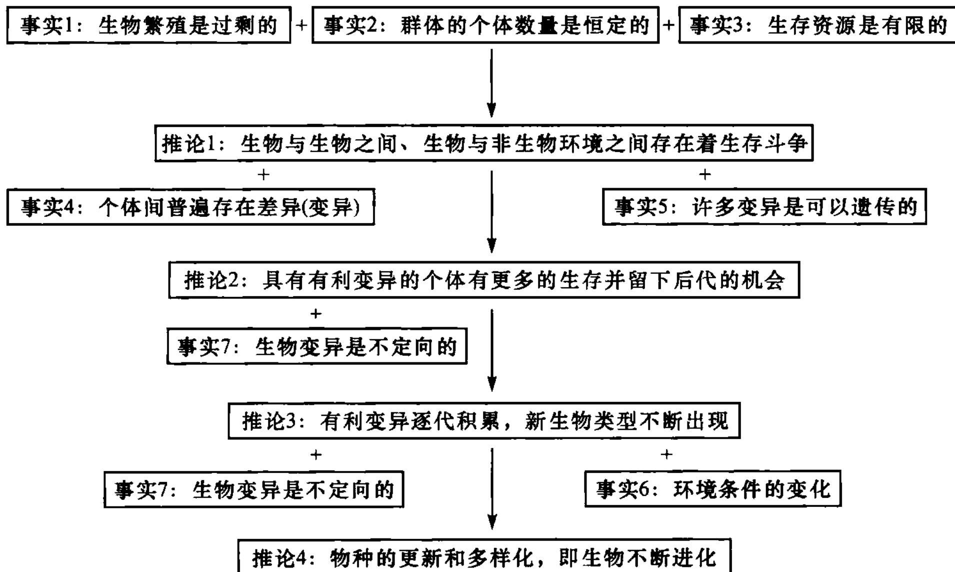


图 21-13　自然选择学说的图解

在上述四点中，第 1、2、3 讲的是进化思想；第 4 实际讲的即适者生存和不适者被淘汰是进化机制，它是达尔文学说的核心内容。

达尔文的自然选择学说正确地说明了生物的变异一般是不定向的，而自然选择则是定向的；正确地解释了生物的适应性和多样性；对生物进化的原因作了基本合理的解释。

4. 对达尔文进化学说的评价　恩格斯把达尔文的进化学说列为19世纪自然科学的三大发现之一，恰当地评价了达尔文的伟大功绩。达尔文的进化学说，由于当时科技水平的限制和其他一些原因，尚有一些不足之处。例如，对遗传和变异的本质、机理未能阐明；强调微小变异积累的作用较多，而对突变的作用认识不足；引进马尔萨斯的人口论，过分强调过度繁殖对生物进化的作用等。

（三）现代生物进化理论的发展

1. 现代达尔文主义　现代达尔文主义也称综合进化论，是现代进化理论中最有影响的一个学派。这一学派有许多著名的学者，其中最突出的是美籍前苏联学者杜布赞斯基。杜布赞斯基在《遗传学和物种起源》(1937)中完成了对达尔文主义选择论和新达尔文主义基因论的综合。此书被誉为是20世纪的《物种起源》。到20世纪70年代，又一次补充和完善了综合进化理论。

(1)综合进化理论的主要内容

第一，认为种群是生物进化的基本单位，生物进化的实质在于种群基因频率的改变。所谓种群是指生活在一定地区内同种生物的一群个体，这些个体是享有一个共同基因库的繁殖集团。综合进化论的这一认识有别于以往以个体为进化单位的一切进化学说。

第二，认为突变、选择、生殖隔离是物种形成和生物进化的三个基本环节。突变和基因重组产生生物进化的原材料；通过自然选择保留适应性的变异，使种群基因频率定向改变而决定生物进化的方向；通过生殖隔离巩固和扩大这些变异，导致种群产生分化，最终形成新物种。

(2)综合进化理论的评价　综合进化论重申了达尔文自然选择在生物进化中的主导地位，并用选择的新概念解释了达尔文进化论中的许多难点，否定了获得性遗传是进化普遍法则等流行很久的假说，使生物进化论进入了现代科学的行列。但是，这一学说的实验性工作基本上限于小进化(种内进化)的领域，对于大进化(种间进化)基本上未超出类推的范围。同时，对一些比较复杂的进化问题(如新结构、新器官的形成等等)还不能作出有说服力的解释。

2. 中性学说　1968年，日本学者木村资生根据分子生物学的研究成果，主要是根据核酸、蛋白质中的核苷酸及氨基酸的置换速率，以及这些置换所造成的核酸及蛋白质分子的改变并不影响生物大分子的功能等事实，首先提出了分子进化中性学说。1969年美国人J. L. King和T. H. Jukes用大量的分子生物学资料进一步充实了这一学说。

中性学说认为，多数或绝大多数突变都是中性的，因而自然选择对生物进化不起作用，而随机的“遗传漂变”才是生物进化的动力。中性学说的具体内容主要是：

(1)突变大多是“中性”的，它不影响核酸和蛋白质的功能，对生物个体的生存既无害处，也无好处。因此自然选择不起作用。

中性突变包括同义突变、非功能突变和不改变功能的突变(详见第十七章第五节“基因突变”)。

(2)“中性突变”通过随机的“遗传漂变”在种群里固定下来，遗传漂变是分子进化的基本动力之一。

(3)分子进化的速率由中性突变的速率所决定，也就是由核酸和蛋白质的核苷酸和氨基酸的置换率所决定，而每一种核酸和蛋白质大分子在不同生物中的进化速率都是相同的。

中性学说、达尔文进化论和综合进化论从不同层次，即分子水平、个体水平和群体水平分别论述了生物进化的机制。根据这些学说和理论可以得到以下结论：一切能引起种群基因频率改变的因素都是生物进化的原因，其中遗传漂变和自然选择是生物进化的主要原因。①对以中性突变为基础的生物进化，遗传漂变起决定作用，选择无效；②对以非中性突变为基础的生物进化，自然选择起决定作用，但遗传漂变的作用也可能会存在；③对小种群来说，遗传漂变对生物进化的作用会更显著。

除上述几种生物进化理论外，还有其他的进化理论，如新达尔文主义论、新拉马克主义论、直生论和骤变论等。总之，随着科学技术的发展，人的认识水平的不断提高，生物进化理论会得到不断的完善和补充。

第五节　群体遗传与生物进化

一、群体遗传学的基本概念

（一）群体遗传学

研究生物世代之间遗传信息的传递规律，就必须以同种生物的许多个体构成的群体（又称种群）来实现，需要在群体水平上分析遗传现象。

从遗传学意义上讲，群体不是个体机械的集合体，而是指可以互相交配并能繁殖后代的一个自然群体，特称为孟德尔式群体。如所有中国人即可视为一个孟德尔式群体。但是居住在同一地域的同种个体，未必属于一个孟德尔式群体。如南非共和国的白种人和黑种人，由于种族歧视，禁止黑种人和白种人结婚，阻碍了两者之间的基因交流，所以保持着各自不同的基因库。这就是说，在同一地域的同一物种内，可以共存若干个孟德尔式群体。在这个群体中全部个体所有基因的总和称为基因库。群体中每个个体的基因，都是群体基因库中的组成成分；在一群体内，不同个体的基因可能有不同的组合，但群体中所有的基因总是一定的。

研究群体内基因的传递规律和基因频率变化的科学称群体遗传学。它应用数理统计学方法，研究群体中基因频率以及影响基因频率的各种因素，由此探讨进化机制，是遗传学的分支学科。

（二）基因频率

基因频率是指在一群体中某一等位基因中的一种基因，在该基因位点上可能有的基因数与总基因数的比率。即：

$$基因频率=\frac{染色体上某基因的数目}{该基因的等位基因总数}$$

例如，在一个性比为1∶1的人群中，男性中有红绿色盲7%；女性中红绿色盲0.5%，携带者为13%，则X^b的频率为：$\frac{7+0.5\times2+13}{100+200}=7\%$。又如，在一个人群中，白化病患者为1‰，携带者为3‰，则白化病基因a的频率为：(1×2+3)÷2000=2.5‰。

基因频率是表示群体遗传组成的基本数量，是决定一个群体性质的基本因素。环境条件稳定且遗传结构不变时，基因频率也就不会改变。

在群体中任何一个位点的全部等位基因频率之和等于1或100%。如一对等位基因A和a，假定A基因数和a基因数相等时，则A基因和a基因各占总数的50%，即A和a基因频率各为0.5。用符号p代表显性基因频率，q代表隐性基因频率（表21-3），则$p+q=1$。

表21-3　基因频率及基因型频率常用符号

项　目	基　因	基　因　型
基因符号	A　　a	AA　　Aa　　aa
频　　率	p　　q	D　　H　　R

（三）基因型频率

基因型是基因的一种组合，它决定着个体性状的表现型，任何一个群体都是由它所包含的各种基因型组成的。某一种基因型个体数在总群体中所占的比率称基因型频率，即：

$$基因型频率=\frac{某一基因型个体数}{总个体数}$$

基因型频率总和也等于1或100%。用符号D代表显性纯合子基因型频率；H代表杂合子基因型频率；R代表隐性纯合子基因型频率（表21-3），即$D+H+R=1$。

(四)基因频率和基因型频率的关系

如一对等位基因A和a可构成三种不同的基因型AA、Aa、aa，其个体数分别为n_1，n_2，n_3，设总数为N，则$n_1+n_2+n_3=N$，N个个体共有$2N$个基因；其中A基因的个数是$2n_1+n_2$，a基因的个数是$2n_3+n_2$。因此，A和a的频率分别为：

$$p=\frac{2n_1+n_2}{2N}=\frac{n_1+(1/2)n_2}{N} \qquad q=\frac{2n_3+n_2}{2N}=\frac{n_3+(1/2)n_2}{N} \tag{1}$$

如果用基因型频率来计算时，基因型D、R分别是：

$$D=n_1/N \qquad R=n_3/N$$

则基因频率p和q可改写为：

$$p=D+(1/2)H \qquad q=R+(1/2)H \tag{2}$$

现以人类MN血型为例来说明。在上海居民中调查的1788人中，M型为397人，N型为530人，MN型为861人，求基因型频率和基因频率。

现已知MN血型是一对等位基因L^M和L^N决定的，两基因是共显性，所以M、MN、N这三种血型相应的三种基因型为L^ML^M、L^ML^N、L^NL^N。其频率是：

$D=n_1/N=397/1788=0.222$　　$H=n_2/N=861/1788=0.482$　　$R=n_3/N=530/1788=0.296$

根据公式(1)求出：

$$L^M\text{ 基因频率 } p=\frac{n_1+(1/2)n_2}{N}=\frac{397+(1/2)861}{1788}=0.463$$

$$L^N\text{ 基因频率 } q=\frac{n_3+(1/2)n_2}{N}=\frac{530+(1/2)861}{1788}=0.537$$

根据公式(2)求出：

$p=D+(1/2)H=0.222+(1/2)0.482=0.463$　　$q=R+(1/2)H=0.296+(1/2)0.482=0.537$

结果，等位基因频率L^M和L^N分别为46%和54%。

因为$p+q=1$，所以当计算出p和q中的一个，则另一个可用1减去即可求出它的值。如上例中$p=0.463$，则$q=1-0.463=0.573$。

如果一对等位基因有显性和隐性之分，即杂合子的表现型与显性纯合子相同，同样可用上法计算。

(五)随机交配

随机交配就是指在同一群体中的各个个体间的交配机会是相等的。虽然在自然界的各个群体中，尤其是高等动物，如人、黑猩猩、狒狒等在婚配时表现出一定的选择性，但在很多的性状方面(如人的血型等)，尤其是低等动物和其他生物是不存在选择性的。

在研究群体遗传时，随机婚配是一个必要条件。在随机婚配的情况下，两个基因型个体之间婚配的频率等于各自基因型频率的乘积。

二、群体的遗传平衡

(一)哈迪一温伯格定律

哈迪一温伯格定律即遗传平衡定律，是指在一个随机交配(婚配)而又无限大的群体内，所有个体及其配子生活力相等，在没有突变、选择、迁移的条件下，基因频率和基因型频率世代相传、保持恒定不变，其基因型频率是由基因频率决定的。这是英国数学家G. H. Hardy和德国医生Wihelm-Weinberg于1908年各自独立提出来的，所以称哈迪一温伯格定律。

为了说明这个定律，假设一对等位基因A和a在群体中遗传，它们的频率分别是p和q，$p+q=1$；当随机交配(婚配)时，其子代的基因型是AA、Aa、aa，基因型频率分别为$D=p^2$、$H=2qp$、$R=q^2$，则这三个基因型个体产生配子的频率应是：

$\mathrm{A}=D+1/2H=p^2+1/2(2pq)=p^2+pq=p(p+q)=p$

$\mathrm{a}=R+1/2H=q^2+1/2(2pq)=q^2+qp=q(p+q)=q$

由此可见，子代基因A频率仍为p，基因a频率仍为q，而且将以这种频率在所有世代中传递下去，这就是遗传平衡。

在群体中亲代的 3 种基因型个体在随机婚配中，就有 9 种不同的婚配形式，可合并为 6 种类型，通过各种婚配型产生的子代基因型汇集起来(表 21-4)，其结果仍是 $AA=p^2$、$Aa=2pq$、$aa=q^2$。由此类推，群体中的基因频率和基因型频率就可以一代代保持平衡。

表 21-4　随机婚配群体中基因型频率

亲代婚配类型(♀×♂)	频　率	子代基因型频率		
		AA	Aa	Aa
AA×AA	D^2	D^2		
AA×Aa	DH	$1/2DH$	$1/2DH$	
Aa×AA	DH	$1/2DH$	$1/2DH$	
Aa×Aa	H^2	$1/4H^2$	$1/2H^2$	$1/4H^2$
AA×aa	DR		DR	
aa×AA	DR		DR	
aa×Aa	HR		$1/2HR$	$1/2HR$
Aa×aa	HR		$1/2HR$	$1/2HR$
aa×aa	R^2			R^2
总和	1	$D^2+DH+1/4H^2=(D+1/2H)^2=p^2$	$(DH+1/2H^2+HR+2DR)=2(D+1/2H)(R+1/2H)=2pq$	$1/4H^2+HR+R^2=(R+1/2H)^2=q^2$

以上说明，在一个大的随机交配(婚配)群体中，一对等位基因在没有突变、迁移及选择的条件下，则基因频率和基因型频率世代相传保持恒定不变。一个刚迁人的没有达到遗传平衡的群体，对一对等位基因来说，随机交配(婚配)一个世代，就可达到平衡。但是超过一个基因位点以上，则需要交配(婚配)几代才能达到平衡。一个群体在平衡状态时，基因频率和基因型频率的关系是：$D=p^2$、$H=2pq$、$R=q^2$。

根据哈迪一温伯格定律能够比较容易地推算出隐性基因的频率，以及表型显性但基因型为杂合体的隐性基因携带者在群体中的概率。例如，苯丙酮尿症是人类一种代谢疾病，是由隐性基因引起的。婴儿出生几天后即可鉴别出隐性纯合体 aa。我国曾在 11 个省市检查 332183 个新生儿，其中 19 人为苯丙酮尿症。据此可计算出患儿的频率以及在正常个体中杂合隐性基因携带者的频率。即：

隐性纯合子(患者)$q^2=19/332138=0.000057$

等位基因 a 的频率 $q=\sqrt{0.000057}=0.0076$

等位基因 A 的频率 $p=1-0.0076=0.9924$

杂合子的频率 $H=2pq=2\times0.0076\times0.9924=0.015$

(二)哈迪一温伯格定律的发展

哈迪一温伯格定律虽然说明了常染色体的一个基因位点上基因频率达到遗传平衡的情况，但这个定律也可扩大应用于其他情况。

1. 复等位基因的遗传平衡　哈迪一温伯格定律也适用于复等位基因的遗传，但计算时要复杂一些。如人类的 ABO 血型是受三个等位基因 I^A、I^B、i 的控制，I^A 与 I^B 关系为共显性基因，而 i 则是隐性基因。设：$p=I^A$ 的频率，$q=I^B$ 的频率，$r=i$ 的频率，则 $p+q+r=1$。在随机婚配的情况下，后代的基因型频率分别是 p^2、$2pr$、q^2、$2qr$、$2pq$、r^2，在整个群体中：$p^2+2pr+q^2+2qr+2pq+r^2=1$。

其表现型和基因型如表 21-5 所示。

表 21-5 人类群体中 ABO 血型的表现型和基因型

表现型	基因型	基因型频率	表型频率
A 型	I^AI^A	p^2	p^2+2pr
	I^Ai	$2pr$	
B 型	I^BI^B	q^2	q^2+2qr
	I^Bi	$2qr$	
AB 型	I^AI^B	$2pq$	$2pq$
O 型	ii	r^2	r^2

假设在某一群体调查发现血型频率为：

A=0.45　B=0.13　O=0.36　AB=0.06

∵ O 型的基因型与表型频率是一致的，所以：i 基因频率 $r=\sqrt{r^2}=\sqrt{0.36}=0.6$

应用该 r 值可计算出其他的复等位基因频率。

∵A 型 + O 型 $= I^AI^A+I^Ai+ii=p^2+2pr+r^2=0.45+036=0.81$

∴ $(p+r)^2=0.81$　$p+r=\sqrt{0.81}=0.9$

∵ $r=0.6$　∴ $p=0.9-0.6=0.3$

∵ $p+q+r=1$　∴$q=1-p-r=1-0.3-0.6=0.1$

用这些基因频率，又可计算基因型频率：

$I^AI^A=p^2=(0.3)^2=0.09$
$I^Ai=2pr=2\times0.3\times0.6=0.36$　} A=45%

$I^BI^B=q^2=(0.1)^2=0.01$
$I^Bi=2qr=2\times0.1\times0.6=0.12$　} B=13%

$ii=r^2=(0.6)^2=0.36$　O = 36%

$I^AI^B=2pq=2\times0.3\times0.1=0.06$　AB = 6%

2. 伴性基因的遗传平衡　人类的性染色体，女性为 XX，男性为 XY，男性只有一个 X 染色体，所携带基因都是半合子。因此，在伴性遗传中，女性的平衡基因型频率与常染色体基因的情况相同。现以一对位于 X 染色体上的等位基因 A 和 a 来说，女性可产生三种不同的基因型即 AA、Aa、aa，其基因型频率为 $p^2+2pq+q^2$，与常染色体的基因型频率相同。而半合子的男性却只有两种可能的基因型，而基因频率也就是基因型频率，为 $p+q$（表 21-6）。

可见在男性隐性基因 a 的表型的个体频率，要比女性高得多（女性是男性隐性基因型频率的平方）。如红绿色盲是 X 性染色体上的隐性遗传病，在男性中的发生率为 8%。假定红绿色盲这一基因在男女性中以同样频率出现，则男性隐性基因型频率和基因频率均为 8%，而女性中红绿色盲基因型频率 $q^2=(0.08)^2=0.0064$，这就是说女性中红绿色盲患者约占 0.64%，女性患红绿色盲的频率远比男性患者少。同理，血友病在女性中也是很罕见的，低于 $(1/10000)^2$。

表 21-6 随机婚配群体与伴性基因有关的男女基因型

女　性		男　性	
基　因　型	频　率	基　因　型	频　率
X^AX^A	p^2	X^A	p
X^AX^a	$2pq$		
X^aX^a	q^2	X^a	q

3. 不同基因位点的等位基因平衡　两个或两个以上的基因位点，在处于平衡状态的随机婚配群体中，各种基因型的频率是各个基因位点上等位基因频率的乘积。设等位基因 A 和 a 基因频率为 p_A、q_a，位于另一位点的等位基因 B 和 b 的频率为 p_B、q_b，这 4 个基因可组成 9 种基因型，现以其中的 3 种为例：

AABB 的频率为 $p_A^2 p_B^2$

AaBb 的频率为 $2p_A q_a \cdot 2p_B q_b = 4p_A q_a p_B q_b$

aaBb 的频率为 $2q_a^2 p_B q_b$

这表明在平衡状态的群体中，含有 A 和 B 的配子的频率是两个基因频率的乘积 $p_A \cdot p_B$。

以上并非只限于 A、B 两个基因位点处于不同染色体的情况。当它们在同一染色体上连锁时，经过足够世代的平衡群体里，也可以形成连锁平衡状态；在这种状态下，平衡群体中的 AB 配子的频率和 ab 配子频率的乘积与 Ab 配子的频率和 aB 配子的频率的乘积相等。

三、影响遗传平衡的因素

哈迪一温伯格定律所讲的群体是个理想的群体，严格地说，在生物界是不存在的。在自然界中，常会有各种因素影响到群体的遗传平衡（如突变、选择、迁移、遗传漂变和不随机交配等）。这些因素都会打破原有的平衡，引起生物类型的演变，从而促进生物的变化。

（一）突　变

基因通过突变能形成另外的等位基因，从而影响基因频率的变化。设一对等位基因 a 的频率为 q，A 的频率为 $p=1-q$，A 突变为 a 的正向突变率为 u，a 的回复突变为 A 的突变率为 v。即：A→a 和 A←a，则每一代中共有 $(1-q)u$ 的 A 突变为 a，qv 的 a 突变为 A。若 $(1-q)u>qv$ 时，则 a 的频率增加。一般情况下，正向突变往往高于回复突变，但在处于平衡状态时，正向突变与回复突变是相等的，即：

$$(1-q)u = qv; u - qu = qv \quad \therefore q=\frac{u}{u+v} \quad p=\frac{v}{u+v}$$

由此可知，基因频率完全由突变率 u 和 v 决定。但绝大多数基因的突变率很低，人类基因自然突变率为 $10^{-4} \sim 10^{-6}$，即在一万到百万个生殖细胞中，才有一个基因发生突变，由此看来，以基因突变改变基因频率是一个缓慢的过程，是需要很多世代的，在人类更是如此。

突变在人类群体遗传中的作用，一方面突变是生物群体中遗传性变异的根本来源，通过突变为生物的进化提供了原材料，再加上自然选择和随机漂变等因素作用，从而导致生物的进化；另一方面由于反复突变，就使以低频率存在的有害基因在人类和生物群体中被保持下来而不能被消灭。

还应指出的是，在自然界中，突变和选择往往共同作用影响基因频率。

（二）自然选择

1. 自然选择引起基因频率的改变　自然选择实际上是选择某些基因，淘汰另一些基因。自然选择必然引起基因频率的改变。基因频率改变了，基因型频率也随之改变。现在我们举例说明选择如何具体地改变基因频率（图 21-14）

假设一对等位基因 Aa 的频率为 A = 0.9、a = 0.1，那么各基因型的频率就是：AA = 0.81，Aa = 2×0.9×0.1 = 0.18，aa = 0.01。如果环境对于基因频率有选择作用，而选择作用的结果使 A 的频率由 0.9 变为 0.8，a 的频率由 0.1 变为 0.2，那么选择后的第二代的基因型频率应为 AA = 0.64，Aa = 0.32，aa = 0.04。如果选择作用再继续一代，即 A 的频率再下降，a 的频率再上升，在第三代中 AA 基因型频率就还要下降，aa 基因频率就还要上升。这样继续许多代之后，AA 型可以降低到极少，甚至完全消失，而 aa 型可以增加到几乎百分之百，即种群中的个体几乎全是 aa 基因型的了。

实际上，在选择中是表现型受选择。表现型的选择改变了基因型的频率，而基因型频率的改变，又引起基因频率的改变。仍以 Aa 一对基因的选择为例（表 21-7）。假如原来基因型 AA∶Aa∶aa 之比是 1∶2∶1，A∶a 的基因频率之比为 1∶1。如果基因型 AA 与 Aa 被选择，aa 遭淘汰，那么只需一代的选择，AA∶Aa∶aa 基因型的比例就成为 4∶4∶1，而 A∶a 的基因频率之比成为 2∶1 了。

第一代

基因型　　AA　　Aa　　aa

频　率　　0.81　　0.18　　0.01

无选择

配　子　　A:0.9　　a:0.1

第二代

♀ \ ♂	A:0.9	a:0.1
A:0.9	AA 0.81	Aa 0.09
a:0.1	Aa 0.09	aa 0.01

基因型　　AA　　Aa　　aa

频　率　　0.81　　0.18　　0.01

有选择

配　子　　A:0.8　　a:0.2

♀ \ ♂	A:0.8	a:0.2
A:0.8	AA 0.64	Aa 0.16
a:0.2	Aa 0.16	aa 0.04

基因型　　AA　　Aa　　aa

频　率　　0.64　　0.32　　0.04

图 21-14　自然选择改变基因型频率

表 21-7　AA 和 Aa 被选择而 aa 被淘汰的子代基因和基因型(设每种婚配组合只产生 4 个子代)

雄个体 / 雌个体	AA	Aa	Aa	aa 被淘汰	子代频率统计
AA	AA・AA AA・AA	AA・AA Aa・Aa	AA・AA Aa・Aa		基因型及比例 AA∶Aa∶aa= 4∶4∶1 基因及比例 A∶a= 2∶1
Aa	AA・Aa AA・Aa	AA・Aa Aa・aa	AA・Aa Aa・aa		
Aa	AA・Aa AA・Aa	AA・Aa Aa・aa	AA・Aa Aa・aa		
aa 被淘汰					

有人计算过,假如一个基因的选择压为 0.001,即 1000 对 999 的选择优势(如上例中每选择 1000 个 AA 和 Aa,只选择 999 个 aa,差别是十分小的,只有 0.001),那么一个频率为 0.00001 的显性基因只要 23400 个世代就可增加到 0.99 的频率。这就是说,在一个种群中,虽然这个基因在这个基因库中很稀少,只有十万分之一,但如果这种基因被选择,那就只要经过 23400 个世代就可增加到 99%,而相应的等位基因就会降到 1%。23400 个世代在地质年代上是很短的。如果生物一年繁殖一代,即使选择优势只有 0.001,只需 23400 年就足以使一个物种发生根本改变。

在自然界,当选择压高的时候,在短时期中就可以形成新的品种,这种事例是存在的。

在多对等位基因决定一个性状的情况下,由于自然选择能改变基因频率和基因型频率,所以就是完全没有突变的情况下,只要有选择就可能会创造出新品种或新的性状来。

2. 自然选择的类型　根据选择的结果,我们可以把自然选择归纳为三类,即定向性选择,稳定性选择和中断性选择(图 21-15)。

(1)定向性选择　这是最常见的选择。其结果是选择了种群中的极端类型。一个有名的定向性选择的实例是英国椒花蛾体色的变化。椒花蛾白天栖息于树干上,夜间活动。19 世纪中叶以前,椒花蛾的身体和翅大多是带有斑点的淡灰色,它们和树干上的地衣颜色一致,借此可逃离鸟类的捕食。

暗黑色的椒花蛾也有,但极少见。1845 年在英国的一个工业区发现了一只暗黑色椒花蛾,以后在各工业地区都陆续发现了暗黑色椒花蛾,并且越来越多。到 1898 年,各工业地区暗黑色椒花蛾的数量大大超过淡灰色椒花蛾,比数可达 98%以上。现在已知,椒花蛾体色是决定于 2 对基因的,这说明对体色的选择是有遗传基础的。暗黑色椒花蛾是随着工业的发展而大量出现的。工业区的煤烟、粉尘造成了环境的污染,树干上淡色的地衣死亡,树干以及房屋墙壁都变成了暗黑色。淡灰色的椒花蛾在这种环境中不能适应,它们在黑色树干上很"显眼",很容易被鸟发现捕食,因而它们的数量越来越少。暗黑色椒花蛾和树干颜色一

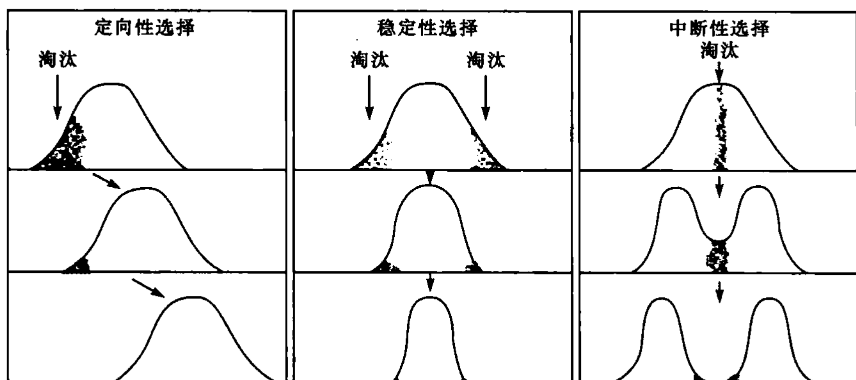


图 21-15 三种选择类型示意

横坐标代表性状如体高、尾长、刚毛数等。纵坐标代表个体数

开始时这一性状在种群中的分布成正态曲线 黑点代表淘汰个体(如不能生殖的个体)

致,黑色成了它们的保护色,它们易于隐蔽,逃脱鸟类的捕食,因而在短短几十年中它们的数量大增,也就是黑色的基因在椒花蛾种群中的频率大增。

(2)稳定性选择 即选择中间类型而淘汰两极端类型。稳定性选择可以说是对基因突变和基因漂变的选择。几代选择后,中间类型(如中等体高)的数目增多并保持稳定,使适应性强的个体稳定地存在。例如,有一个关于新生儿体重的统计,即大多数新生儿的体重是3kg左右,重的不易分娩,轻的发育不充分,所以重于或轻于3kg的新生儿存活率都较低(图 21-16)。

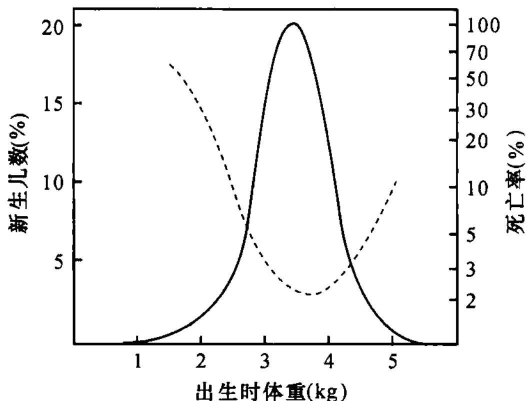


图 21-16 新生儿体重曲线和早期死亡率

(13730 个新生儿)

(3)中断性选择 中断性选择即为淘汰中间类型,保持两极端类型的选择。例如,美洲的白足鼠,长尾(LL)和短尾(ll)被选择,中间类型(Ll)被淘汰(L是不完全显性)。选择结果出现了两极分化,长尾和短尾(均系纯合子)占优势,中等长尾渐被淘汰。中断性选择在种群分化中有重要作用,但较少发生。

3. 选择压

(1)选择压的概念 选择压是指在2个相对性状之间,一个性状被选择而生存下来的优势,或者说,在2个基因之间,一个比另一个更能生存下来的优势。

(2)选择压的影响因素 选择压的大小由环境条件和生物的综合性状共同作用所决定。环境改变时,选择压也会随之改变。同一个性状在一种环境中是有利的,在另一种环境中就可能是不利的了。一个基因可以影响多个性状的表现,而这些性状也是有些有利的,有些是不利的。选择压乃是各种性状的优势与劣势的综合,如果综合起来是有利的,决定这些性状的基因就会被选择,选择压就是正值的。反之,如果综合起来是不利的,决定这些性状的基因就会被淘汰,选择压就是负值的。正是由于选择压的这种复杂性,在不同环境中选择的结果可以完全不同。例如镰刀型红细胞贫血病的基因型是双隐性的基因,在非洲的某些恶性疟疾流行地区,由于带有这一隐性基因的杂合子有较强的抵抗疟疾的能力,因而这一隐性基因的频率很高。在这些地区,双隐性纯合子要被淘汰,是负选择压;双显性纯合子较易感染疟疾,因此也有较小的负选择压;对于杂合子,在易于发生轻度贫血方面,有负选择压,但在适应疟疾方面有强的正选择压。这些选择压的综合决定了这些地区的人群中这一隐性基因的较高频率。

(3)选择压的自然变化特点 选择压的加强与减弱往往是交替的。种群繁荣后数量增加,因而种内竞争强了,天敌、捕食者也增加了,结果选择压加强了。等到物种迁移到新地区时,选择压又减弱了。

(三)迁 移

一个群体个体迁移至另一个群体,并与另一群体的个体婚配,称为迁移,由于发生基因交流又称基

因流。

在一个大群体里，迁移引起基因频率的改变并不明显，这是因为迁入的个体数与大群体的个体数相比太小。如果迁入个体至小群体中，两群体间基因频率有差异时，则引起迁移后所构成的新群体基因频率的变化。而基因频率的变化是取决于两群体间基因频率的差异和迁移率（每代迁入者在群体中所占的比率）。

（四）小种群对基因频率的影响

哈迪—温伯格定律是一个统计的定律，只有在数量很大的种群中，基因库才可能稳定；在种群数量小时，基因频率就可能会发生一定的波动，其原因是遗传漂变。

1. 遗传漂变　如果在一个拥有100万个个体的种群中，某一个基因的频率为0.01，那么有这一基因的个体应为2万个。但是假如这一种群只有50个个体，那就只有一个个体具有这一基因，这个个体如果由于偶然的机会而死亡或没有机会和异性个体交配（因为个体太少了），那么，下一代中这一基因在这一种群中便完全消失，基因频率当然也就改变了。所以，在小的种群中，基因频率可因偶然的机会，而不是由于选择而发生变化，这种现象称为遗传漂变。漂变的结果，2个等位基因中的一个（如Aa中的A）可因偶然的事故而失去，结果这一小种群就只有这对基因的纯合子（aa）了。如果这留下的基因是不好的，对这一种群就会不利。对各种濒危动物的隐忧就是个体少，基因库变得贫乏了。如果基因不断地消失，小种群的濒危动物就有绝灭的可能了。

表 21-8　不同种族中，ABO血型的频率

种　　群	受试数目	O	A	B	AB
中国人（四川）	1000	44.8	28.9	23.7	2.6
亚比西尼亚人	400	42.7	26.5	25.3	5.5
英国人	3.696	43.7	44.2	8.9	3.2
纽约白种人	265	41.5	46.8	9.8	1.9
爱斯基摩人	569	23.9	56.2	11.2	8.7
纽约黑种人	267	46.4	34.1	17.2	2.2
印第安人	120	73.3	25.8	0.8	0

尽管遗传漂变在任意群体中都能发生，但群体越小，遗传漂变对基因频率的影响越大。在自然界的某些局部地区，由于气候剧变、地质结构变化、传染病流行或天敌侵害，使动植物个体数量显著减少时，遗传漂变的影响就相当明显，从而引起群体的遗传组成改变。所以有些遗传学家认为，遗传漂变也是进化的一种方式。许多中性和非适应性性状的存在，不能用自然选择来解释，可能是遗传漂变的结果。例如，人类中的ABO血型是属于非适应性的中性性状，A型（或其他血型）的人并不比其他血型的人有更大的生存性，但是人类不同种族里基因I^A、I^B、i的频率是有差异的（表21-7），这种差异可能就是祖先发生变异遗传漂变的结果。

人类群体中血清蛋白、同工酶以及各种生理特征的多态现象，似乎都可用小群体内的随机漂变来解释。

2. 建立者效应　这是遗传漂变的另一种形式，它说明小种群可以造成特殊的基因频率。假如一个种群中的几个或几十个个体迁移到另一地区而定居下来，它们与原来的种群隔离开了，它们自行繁殖后代。显然，它们的基因频率与原来大种群的基因频率不一定相同，很可能有很多等位基因没有带出来。例如，分出去的几个或几十个个体中多数为AA，那么这一新的小种群中A的频率就可以大为增加，这就是说，小种群可以造成与原来种群不同的基因频率。这一新的基因频率是决定于分出来的几个或几十个建立者（定殖者）的基因频率的。这也是种群数量小的时候才发生的情况，这种情况是常见的，因此是十分重要的。

关于隔离的作用，我们在前面已作过讨论。这里只指隔离使小种群单独繁殖，由于它们的基因频率不同于原来的大种群，再加上它们被新地区的不同因素所选择而向着不同方向发展，因而有可能出现新性状，形成新品种或新种。

哺乳类是从爬行类的祖先发展来的。哺乳类的祖先，即一小部分爬行类，离了群，从沼泽地进入高地，它们在新环境中继续发展而成哺乳类。一般认为这是建立者效应加上地理隔离的一个实例。

3. 瓶颈效应　与建立者效应相似的另一个现象称瓶颈效应（图21-17）。许多生物，特别是动物，在不同生活季节中，数量有很大的差异：春季繁殖，夏季数量增加到最多，到了冬季，由于寒冷、缺少食物等种种原因而大量死亡。第二年春季，又由残存的少量个体繁殖增多。因此形成一个如瓶颈样的模式，这一瓶颈部分即为冬季数量减少的时期。

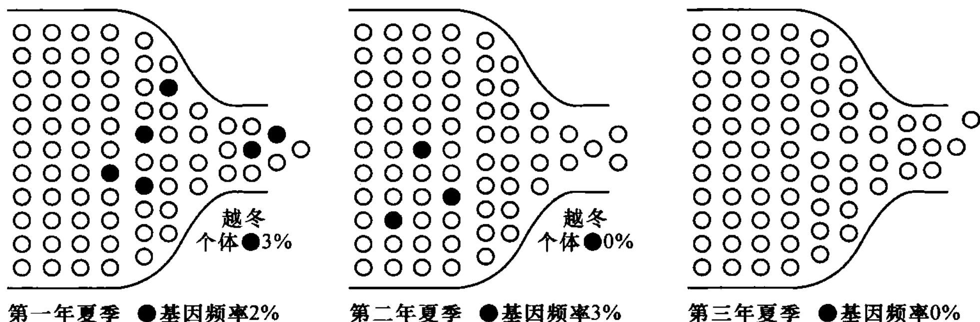


图 21-17　瓶颈效应图解

由此可以看出，假如残存的少数个体中，含有某一基因的个体多，下一世代繁殖后，这一基因的频率也相应增多。假如残存的少数个体中，含有某一基因的个体少，下一世代中该基因的频率也相应减少，这与建立者效应是相似的情况。从图 21-17 可以看出，第一世代中(●)基因频率为 2%，但是在越冬时，残存的个体中(●)基因频率由于机会的原因而变为 3%；第二世代中(●)基因频率即为 3%，在第二世代越冬时带这一基因的个体都被冻死了，能够越冬的个体都没有这个基因，结果第三世代中这一基因变为 0。

(五)不随机的交配

随机交配是维持基因频率不变的必要条件。以 Aa 一对基因为例说明之。如果种群中雌雄个体的交配是随机的，那么 A 和 a 的频率和 AA、Aa、aa 三基因型的频率都将保持稳定不变。但是，如果交配不是随机的，假设 AA 和 Aa 是同一种表现型，aa 是另一种表现型，且亲代的比例为 1∶2∶1，AA 和 Aa 只和 AA 和 Aa 交配，aa 只和 aa 交配，或者说，只有表现型相同的个体才能交配，那么下一代的基因频率 A:a 就要改变，而基因型频率也不再是 AA∶Aa∶aa＝1∶2∶1(表 21-9)。

实际情况是，自然种群中个体间的杂交几乎永远不是随机的，它们总是有选择的，因此自然种群的基因频率几乎永远不能保持稳定不变。达尔文讲的性选择就是不随机交配的实例。雌性个体总要选择一定的雄性个体。雄孔雀美丽的尾羽可争得雌孔雀的青睐。雄狮健壮美丽的身体既可与其他雄狮竞争，又可受到雌狮之垂青。这样的例子是不胜枚举的。还应指出，即使个体间没有选择，交配是随机的，能否受孕，胚胎能否发育，后代有无生殖能力等也都存在着选择。

表 21-9　不随机交配时后代中基因频率的改变

雄个体 / 雌个体	AA	Aa	Aa	aa	子代频率统计
AA	AA AA AA AA	AA AA Aa Aa	AA AA Aa Aa		AA＝16/40＝2/5 Aa＝16/40＝2/5 Aa＝8/40＝1/5 A∶a＝3∶2
Aa	AA AA Aa Aa	AA Aa Aa aa	AA Aa Aa aa		
Aa	AA AA Aa Aa	AA Aa Aa aa	AA Aa Aa aa		
aa	—	—	—	aa aa aa aa	

AA 与 Aa 同一表现型可以交配，但不与 aa 交配。aa 只能同 aa 交配。结果 AA∶Aa∶aa 由原来的 1∶2∶1，一代后即改为 2∶2∶1。A∶a 的基因频率也由原来 1∶1，改为 3∶2

第六篇

生态学

第二十二章　生态学概述

一、生态学的概念

生物无论是个体还是群体，时刻都不能脱离它所在的环境。一方面，环境给生物提供必需的生存条件，如物质、能量、信息和空间等；另一方面，生物又能通过生命活动而使环境发生变化，如森林能通过光合作用、蒸腾作用等生命活动来调节气候，蚯蚓通过自己的生命活动改善土壤结构和促进动植物遗体的分解。这种研究生物与周围环境之间关系的科学，我们就称之为生态学。

二、生态学的研究对象

生态学研究的对象很广，包括从生物个体到生物圈的每一个层次，即个体生态、种群生态、群落生态和生态系统生态等四个层次。

在个体层次上，生态学家最感兴趣的问题是生物个体对环境的反应。种群水平上有一系列特征是个体层次所没有的，如种群水平有出生率与死亡率、年龄组成、性比、种群密度、增长率等统计特征，还有种内关系和空间分布格局等等。群落是由种群组成的新的层次结构，同样产生了一系列特有的群落特征，如群落结构、群落演替、群落多样性、群落稳定性等。生态系统有生物和非生物的成分，这些成分之间通过物质的循环、能量的流动和信息的交流，实现动态的平衡。

三、生态学的分支学科

生态学是一门综合性很强的科学，一般可分为理论生态学和应用生态学两大类。

(一)理论生态学

根据研究的对象和范围的不同，又可分为：①个体生态学，研究物种个体的生长发育与环境各生物因子和非生物因子的关系。②种群生态学，研究生物种群的发展和改变及其与环境的关系。③群落生态学，研究生物群落的发展和改变及其与环境的关系。④生态系统生态学，研究生态系统的结构、功能、平衡及调节机制。如海洋生态系统、森林生态系统等，地球上最大的生态系统就是生物圈。

此外，理论生态学依据生物栖息地又可分为：陆地生态学、海洋生态学、河口生态学、森林生态学、淡水生态学、草原生态学、沙漠生态学、太空生态学等。

如果依据主要生物的类别不同，理论生态学还可分为：动物生态学、植物生态学、微生物生态学、哺乳动物生态学、鸟类生态学、鱼类生态学、昆虫生态学等。

(二)应用生态学

应用生态学包括：污染生态学、放射生态学、热生态学、古生态学、野生生态学、自然资源生态学、人类生态学、经济生态学、城市生态学等。

现代生态学的发展还促使了一些新的分支学科的诞生，包括：行为生态学、数学生态学、物理生态学、化学生态学、进化生态学等。

生态学与其他生物科学如形态学、生理学、遗传学、分类学及生物地理学有密切的关系，也与数学、物理、化学、自然地理学、气象学、地质学、古生物学、海洋学、湖泊学等自然科学，以及经济学、社会学等人文科学有非常密切的关系。

四、生态学的研究方法

一般认为，生态学的研究方法可以分为野外的方法、实验的方法和理论的方法三大类。

从历史来看，野外的研究方法是最早的一种方法，也是第一性的，例如要了解动物的种群数量变动，首

先要在自然界中观察和收集资料。实验研究是分析因果关系的一种有用的补充手段。利用数学模型进行模拟研究是理论研究最常用的方法。

五、生态学的发展趋势

生态学知识的积累虽然可以追溯到史前时期，但作为专门的科学研究来说，只能从 17 世纪和 18 世纪的自然史或博物学研究算起。生态学主要是从自然史和博物学的研究中独立出来的。然而，现代生态学却是在 19 世纪末和 20 世纪初开始确立的，直到 20 世纪五六十年代才得到了更大的发展。

生态学发展迈出的第一步是从个体的观察转向群体的研究，即从个体生态学的研究转向群体生态学的研究。研究方法也有了明显进步：已逐渐由描述的定性到定量，由静态到动态，由局部到整体，由考察到实验。

生态学第二步的重大发展是开展生态系统的研究。

生态学第三步的发展就是人们开始利用生态学寻求解决人口危机、环境危机和资源危机三大社会问题的途径。

总之，现代生态学是在积累大量资料的基础上形成的，是生态学发展的一个新阶段。生态学在 20 世纪初以群落为研究重点时就显示出从描述的定性到定量、从静态到动态、从局部到整体、从单纯考察到实验分析的新特征。从 20 世纪中期生态系统概念提出以来，生态学研究在理论和方法上都发生了巨大变化，这给生态学的应用带来了更广阔的前景。现代生态学从以生物为研究中心发展到以人为研究中心，在改造世界和造福人类方面发挥着越来越重要的作用。

第二十三章 个体生态学

生态学研究的是生物与环境之间的关系，因此我们应该了解和掌握生物个体与环境之间的关系及其作用规律和机制。

第一节 环境与生态因素

一、环 境

环境是指某一特定生物个体或群体周围一切生物和非生物成分的总和，它包括空间及直接或间接作用于该生物个体或群体生存及延续的各种因素。环境是一个相对的概念，它必须有一个特定的主体或中心，这个主体或中心就是我们所研究的特定生物个体或群体。对于某一个具体的人来说，他所在空间及其周围包括所有其他人在内的所有生物与非生物成分共同构成了这个人的环境。

生物环境一般可分为大环境和小环境。大环境是指地域环境、地球环境乃至宇宙环境。大环境中的气候称为大气候，是由大范围因素所决定的，如大气环流、地理纬度、距海洋距离、大面积地形等。小环境是指对生物个体或群体有直接影响的特定栖息地(图 23-1)，如人居住的房间、鼠居住的洞穴等等。大环境直接影响着小环境，对生物体也直接或间接起影响作用。

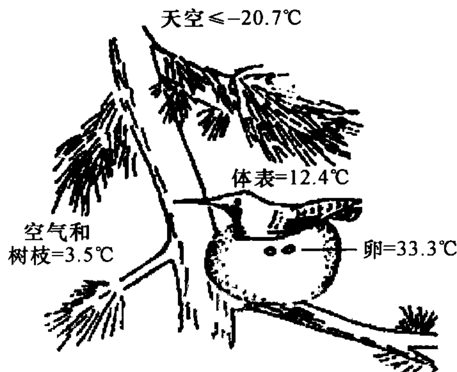


图 23-1 蜂鸟巢及其周围小气候在黎明前的温度，巢上方树枝减少了孵卵雌鸟的热量损失

二、环境因子和生态因子

环境因子是指某特定生物体或生物群体周围一切的全部环境要素的总和，包括空间及直接或间接影响该生物体或生物群体生存和繁殖的各种因素。生态因子则是环境因子中对生物起作用的因子，也就是指环境中对生物的生长、发育、繁殖、行为和分布有着直接或间接影响的环境要素，如温度、湿度、食物、氧气、二氧化碳和其他相关生物等。可见，生态因子就是生物生存、发育和繁殖所不可缺少的环境因素，因而又称为生物的生存条件。所有生态因子构成生物的生态环境，特定生物体或群体栖息地的生态环境称生境。

三、生态因子的分类

在任何一种生物的生存环境中都存在着很多生态因子，这些生态因子在其性质、选择性和强度方面各不相同，它们彼此之间相互制约，相互组合，构成了多种多样的生存环境，为各类极不相同生物的生存和进化创造了多样化的生境类型。

(一)生态因子依其性质归纳为以下五大类型

1. 气候因子　如阳光、温度、降水、风、气压和雷电等。

2. 土壤因子　土壤是岩石风化后在生物参与下所形成的生命与非生命的复合体，土壤因子包括土壤结构、土壤有机和无机成分(如 pH、温度和渗透压等)的理化性质及土壤生物等。

3. 地形因子　如地面的起伏，山脉的定向，坡度，阴坡和阳坡等，这些因子对植物的生长、分布都有明显

影响。

4. 生物因子 包括生物之间的各种相互关系，如种间的捕食、寄生、竞争、共栖和共生，种内的互助和斗争等。

5. 人为因子 把人为因子从生物因子中分离出来是为了强调人的作用的特殊性和重要性。人类的活动对自然界和其他生物的影响已越来越大和越来越带有全球性，分布在地球各地的生物都直接或间接地受到人类活动的巨大影响。

（二）生态因子又可分为密度制约因子和非密度制约因子

1. 密度制约因子 其作用强度随种群密度的变化而变化，因此有调节种群数量、维持种群平衡的作用，如食物、天敌、传染病等各种生物因子。

2. 非密度制约因子 其作用强度与种群密度的变化无关，因此对种群密度不能起调节作用，如温度、降水、天气变化等非生物因子。

（三）生态因子还可以区分为稳定因子和变动因子

1. 稳定因子 稳定因子是指终年恒定的因子，如地磁、地心引力和太阳辐射常数等，这些稳定生态因子的作用主要是决定生物的分布。

2. 变动因子 变动因子又可分为周期性变动因子和非周期性变动因子。周期变动因子如一年四季的日照长短及光照强弱、温度高低和潮汐涨落等。非周期变动因子如刮风、降水、捕食和寄生等。周期性变动因子主要决定生物的分布；而非周期性变动因子主要影响生物的数量。

生态因子按有无生命的特征还可以分为生物因子和非生物因子。

四、生态因子作用的特点

生态因子的作用特点，概括起来有五大特性：

（一）综合性

每一个生态因子都是在与其他因子的相互影响、相互制约中共同起作用的，任何一个因子的变化都会在不同程度上引起其他因子的变化。例如光强度的变化必然会引起大气和土壤温度、湿度的改变；如果人体受寒，抵抗力就有可能下降，病原体就容易人侵。

（二）非等价性和主导因子

对某具体生物特定时期起作用的诸多生态因子是非等价的，其中必有 1～2 个是起主要作用的主导因子。主导因子的改变常会引起其他生态因子发生明显变化或使生物的生长发育发生明显变化。例如，影响长日照植物或短日照植物的花芽分化的最主要因子就是日照的长度；气候的各种因素中，阳光是主导因素，因为光照强度的变化会引起温度、湿度及风力风向等的变化，一年四季的气候季节性变化就是太阳直射点在地球南北回归线之间规律性移动所引起的；在森林生态系统中，乔木是主导因素。

（三）不可替代性和互补性

生态因子虽非等价，但都不可缺少，一个因子的缺失不能由另一个因子来替代。但某一因子的数量不足，有时可以靠另一因子的加强而得到调剂和补偿。例如，气温升高的同时如果空气相对湿度下降，人也不会感觉到热；蛋白质、脂肪、糖类、维生素等对于人体健康来说虽然都是必要的，但少吃一些糖类物质可以通过多吃些脂肪或蛋白质来补偿。

（四）阶段性

生物在生长发育的不同阶段往往需要不同的生态因子或不同强度的生态因子。因此，某一生态因子的有益作用常常只限于生物生长发育的某一特定阶段。例如，低温在某些作物的春化阶段是必不可少的，但在其后的生长阶段则是有害的；变态发育的动物，其幼体与成体（如蝌蚪和成蛙）对生境中的各种生态因子的要求差异极大。

（五）直接性和间接性

生态因子对生物的作用可能是直接的，也可能是间接的，有时还要经过几个中间因子。直接作用于生物的，如光照、温度、湿度、水分、空气成分等；间接因子是通过影响直接因子而间接影响生物的，如山脉的海

拔高度、坡度和坡向通过对光照、湿度、风速及土壤性质的影响而对生物发生作用；海洋可以通过气候来影响陆生生物。

第二节　生物与环境关系的基本原理

生物与环境的关系是相互的和辩证的。环境作用于生物，生物又反作用于环境，两者相辅相成，共同发展演化。原始地球上的还原性大气合成了有机物，原始海洋中的有机物发展成了原始生命；原始生命的迅速增长使海洋有机物大量减少，这样促进了自养型生物的诞生、繁荣和进化；自养型生物的大量形成彻底改变了大气成分，使还原性大气转变为氧化性大气；大气中氧气的出现又反过来促进了需氧型生物的诞生、繁荣和进化，大气臭氧层的形成也为水生生物的登陆创造了必需的条件。因此，生物圈本身就是非生物环境与生物之间，以及生物与生物之间相互作用，共同发展进化的产物。

一、生物与环境的相互作用

（一）环境对生物的作用和生物对环境的适应

1. 环境对生物的作用　环境对生物的作用是多方面的，环境可通过影响生物对生存空间、物质、能量和信息的需要，从而影响它们的生长、发育、繁殖、分布区域、休眠和行为等；通过影响生物生育力和死亡率，导致种群数量的改变。

2. 生物对环境的适应　生物并不是消极被动地对待环境的作用，它也可以通过不断调整自身的形态、生理、生殖、行为等方面，以适应环境中的生态因子变化，将生态因子的限制作用减小到最低程度。具体见第二十四章第三节“种群的适应对策”。

但适应是相对的，没有完全的适应，更没有永久的适应，这是由生物的遗传稳定性和环境条件可变性相互作用的结果。例如，生活在寒带的雷鸟，在冬天换羽之后全身被有洁白的羽毛，这是对雪地环境的适应，但是，如果没有降雪或降雪推迟，反而容易被天敌发现。

（二）生物对环境的反作用

1. 生物与环境之间的一般关系模式　如图 23-2 所示，生物 A 个体或种群在被各种生态因子影响的同时，本身也成了周围其他生物如 B 和 C 的生态因子之一。生物 A 与生物 B 不仅存在直接的物质、能量和信息的交流，而且还能通过生物 C 与非生物环境发生间接的物质、能量和信息的交流关系。任何生物体在生理或行为上的活动都有可能对环境发生作用，从而改变生态因子的状况。

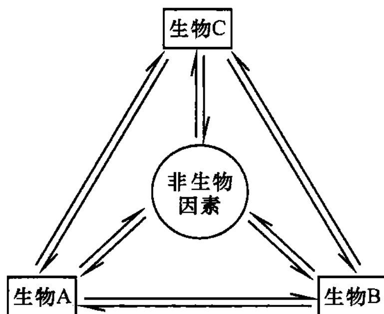


图 23-2　生物与环境的关系模式
（生物 A、B、C 既可同种也可异种，既可是个体也可是种群。⟹表示存在物质、能量和信息的关系）

2. 生物对非生物环境的反作用　生物通过生命活动，不断地从环境中获取营养物质，同时又将新陈代谢的终产物（氧、二氧化碳和水等）排放到环境中去。因此，生物的生命活动对无机环境有重要影响。例如，森林有产生氧气、吸收二氧化碳、净化空气、调节气候、保持水土、涵养水源、过滤尘埃、防风固沙等作用。蚯蚓在土壤中钻来钻去，可以疏松土壤，提高土壤的通气和吸水能力；它们以腐烂的植物碎片和泥土为食，排出物可以提高土壤肥力，等等。

3. 生物对环境中其他生物的反作用　生物对于环境中的其他生物来说，由于存在种内的互助和斗争关系，种间的共生、共栖、捕食、寄生、竞争关系，很难说谁对谁起作用，也就是说生物与生物之间是互为环境条件的。在长期进化过程中，不同生物之间相互形成了一系列形态、生理和生态的适应性特征，表现为协同进化。

4. 人类对环境的反作用　人类是生物界的成员。随着人类社会生产力的发展和人口的增长，人类对环境的影响越来越大，已经远远超过了地球上任何一种生物，导致全球性的环境问题，如酸雨、温室效应、臭氧

层破坏等；但同时也在努力兴修水利、整治河流、退耕还林还湖等。人类在充分开发和利用生物资源的同时，也在积极开展植树造林、发展种植业和养殖业。

综上所述，生物与环境之间是相互依赖、相互制约的，也是相互影响、相互作用的。生物与环境是一个不可分割的统一整体。

二、利比希最小因子定律

利比希是19世纪德国农业化学家，他发现作物的产量往往不是受其需要量最大的营养物的限制，例如不受水和二氧化碳的限制，而是取决于在土壤中稀少的又为植物所需要的元素，例如硼、镁、铁等。因此，利比希在1840年提出"植物的生长取决于那些处于最少量状态的营养元素"。后来进一步研究表明，这个理论也适用于其他生物种类或生态因子。后人称此理论为"利比希最小因子定律"。该定律的基本内容是：低于某种生物需要的最小量的任何特定因子，都是决定该种生物生存和分布的根本因素。

利比希最小因子定律的适用范围：生物与环境之间的各种因子必须严格稳定（即物质和能量的输入和输出处于平衡状态，比如处于不同温度条件下的青蛙所需要的最小 O_2 量是不同的），并且不同的因子之间有不可替代性。否则，这个定律就不适用。例如，环境中有大量锶而钙缺乏，软体动物能利用锶来代替钙。

三、限制因子和限制因子定律

因子处于最小量时，可以成为生物的限制因子；但因子过量时，例如过高的温度、过强的光照或过多的水分，同样可以成为限制因子。Blackman注意到了这点，于1905年发展了利比希最小因子定律，并提出：生态因子的最小状态和最大状态都具有限制生物生命活动的作用，这就是限制因子定律。因此，任何生态因子，当接近或超过某种生物的最小状态或最大状态而制约其生存、生长、繁殖或扩散时，这个因素就是限制因子。

四、耐受限制和生态幅

（一）耐受性定律

基于最小因子定律和限制因子的概念，美国生态学家Shelford于1913年提出了耐受性定律：当某生物所处一个环境中的任何一个生态因子在数量上或质量上不足或过多时，都会使该生物衰退甚至不能生存。这个生物所能耐受的某种生态因子在数量或质量上的不足（下限）和过多（上限）的最大范围，称为耐受范围，又称为生态幅或生态价（图23-3）。在生态幅中有一最适区，在这个区内生物生理状态最佳，繁殖率最高，成活率最大。生态幅由生物的遗传特性所决定。

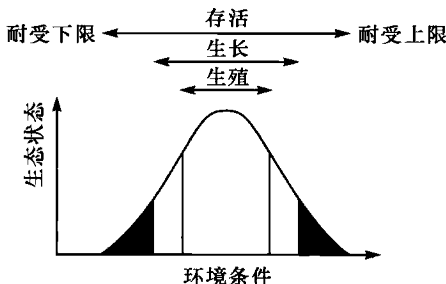


图23-3　生物种的耐受限度图解

（二）生物对生态因子耐受性的特点

1. 不同种生物对某一生态因子的耐受范围存在着差异。

2. 同一种生物的不同个体之间会由于性别、栖息地等的不同，对相同生态因子的耐受范围可能是不相同的。如在空气相对湿度较小的地区，温度耐受范围会大些。

3. 同一生物个体在不同发育阶段或不同的生理状态对某--生态因子的耐受范围也存在着差异。生物在休眠期比在活动期，其温度、湿度耐受范围都要大。

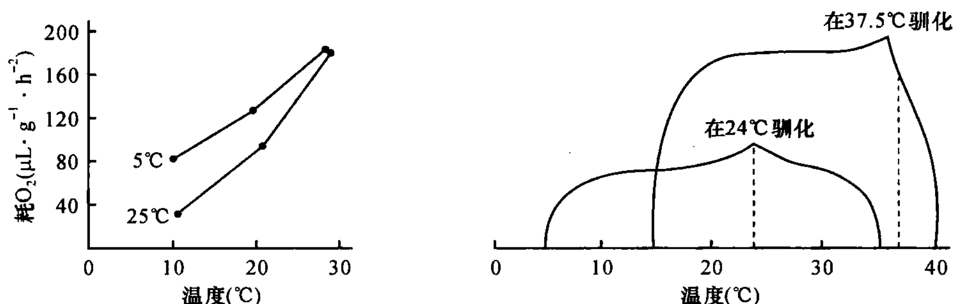
4. 在某一生态因子处于非最适状态时，生物对其他生态因子的耐受限度也可能会下降。人处于高温或低温环境中抵抗力都会差一些。

（三）耐受限度的调整

生物对环境生态因子的耐受范围并不是固定不变的，通过驯化、休眠、昼夜和季节等周期性的补偿，可改变生物的耐受范围，使适宜生存范围的上下限发生移动，形成一个新的最适度去适应环境的变化。

1. 驯化　驯化有自然驯化和人为驯化两种。生物借助驯化过程可以稍稍调整它们对某个生态因子或某些生态因子的耐受范围。如果一种生物长期生活在它的最适生存范围偏一侧的环境条件下，久而久之就会导致该种生物耐受曲线的位置移动（图23-4），并可产生一个新的最适生存范围，因此适宜范围的上下限

也会发生移动。这是因为通过驯化，生物能在形态结构（体色、叶片表皮角质层、皮肤角质层厚度等）和生理（某些基因的表达和诱导酶的产生等）上表现出适应的特征。



驯化在5℃和25℃的蛙在不同温度下的氧消耗

金鱼在两种不同温度下（24℃和37.5℃）驯化后所形成的对温度的两种耐受限度，每一种耐受限度都有一个致死低温和致死高温

图 23-4　温度对生物的影响

2. 休眠　休眠是动植物抵御暂时不利环境条件的一种非常有效的生理机制。环境条件如果超出了生物的适宜范围（但不能超出致死限度），虽然生物也能维持生活，但却常常以休眠状态适应这种环境。因为一旦进入休眠期，它们对环境条件的耐受范围就会比正常活动时宽得多。例如，变形虫在小池干涸时就会进入休眠的胞囊期；埃及睡莲可以休眠1000年仍保留萌发的能力。此外，有些动物通过冬眠或夏眠来抵御不利的环境条件；植物的种子和细菌的芽孢、真菌的孢子也有类似的休眠机制。

3. 昼夜和季节等周期性的补偿变化　有证据表明，至少有一部分生物能通过生物钟来调节自身的生理、生化、形态或行为，改变耐受范围以适应周期性变化的外界环境。如猫头鹰是夜行性鸟类，通过生物钟调节，白天休息而夜间活动，以适应光照因素的影响。

上述调整耐受性的方式，实质上都是生物体通过调整酶系统来改变代谢速率以控制体内环境（体温、糖、氧浓度、体液等），使其保持相对稳定性（即内稳态），以减少对环境的依赖，从而扩大生物对生态因子的耐受范围，提高对环境的适应能力。

第三节　生物与非生物因素之间的关系

非生物因素中阳光、温度、水分、大气、土壤、火等对生物的形态、结构、生长发育、繁殖和分布等都有着直接的影响。

一、光的生态作用

（一）地球上光的分布

太阳辐射光谱主要由短波（紫外光、波长380nm）、可见光（波长380～760nm）和红外线（波长大于760nm）组成（图23-5），三者分别占太阳辐射总能量的9%、45%和46%。

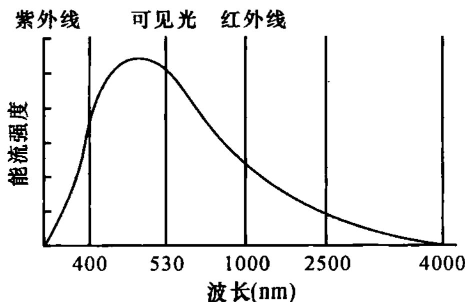


图 23-5　进入地球大气的太阳光谱

从光质上看，由于长波光比短波光穿透空气的能力更强，所以太阳光中的短波光所占比例，低纬度地区高于高纬度地区，高海拔地区高于低海拔地区，夏季高于冬季，中午高于早晚。长波光所占太阳光中的比例恰好与短波光相反。但就其光强而言，无论是哪一种光质，都是低纬度地区高于高纬度地区，高海拔地区高于低海拔地区，夏季高于冬季，中午高于早晚。不同光质对植物的光合作用、色素形成、向光性、光周期诱导及形态建成等影响是不同的。

从日照时数上看，不同纬度地区在同一天的日照时数不同，同一纬度地区在不同季节的日照时数也不相同。

从光强上看，太阳高度角越大，辐射到地面上的光强就越大；海拔越高的地面所接受的光强也就越大。

从太阳光辐射穿过水体来看，太阳光穿过水体光强减弱比穿过大气层要快得多，并且光质变化也更大。红外线和紫外线在水的上层被吸收，红光在 4m 深水处中光强降到 1%，只有 500nm 波长的辐射能达到较深的水层，使海洋深处显示为蓝绿光（图 23-6）。在可见光范围内，除紫光外，波长越长的光波穿过水层的能力越弱。

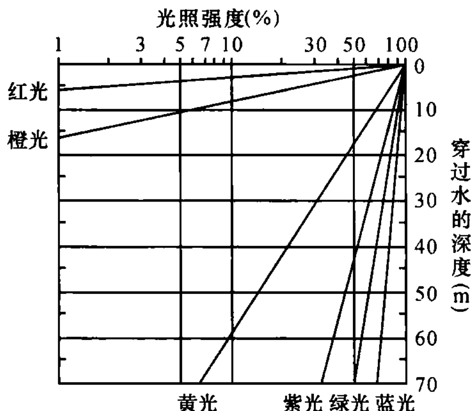


图 23-6　各种波长的光穿过蒸馏水时的强度变化

（二）光照强度的影响

1. 光照强度与植物　光强既影响植物的光合作用速率，同时也影响植物的分布。

（1）对水生植物的影响　由于光射入水中，深度越深光强越弱，长波光成分所占比例和绝对量也都越少，因而影响植物在水体中水平和垂直方向上的分布。例如，在水平方向上，扎根海底的巨型藻类通常只能出现在大陆沿岸附近；在垂直方向上，由于不同深度光的成分和强度不同而有不同类群的水生植物的分布，或没有植物的分布。生活在开阔大洋和沿岸透光带中的植物主要是单细胞的藻类植物。

（2）对陆生植物的影响　阳生植物的光补偿点和光饱和点都较高，因而只有生活在光强较大的环境中，如山的向阳面和低纬度地区，这类植物很多。阴生植物的光补偿点和光饱和点较低，它们能利用弱光，但保水能力较差，因而可以生活在潮湿背阴的地方或密林中，如红豆杉、紫果云杉、人参、三七、半夏和细辛等都属于阴生植物。

此外，一定的光强是植物形态建成、果实成熟的必需条件之一。在光强不足或黑暗的环境中，种子萌发形成黄化苗。

2. 光照强度与动物行为　根据动物行为与光照强度的关系，可将动物分为昼行性动物、夜行性动物和晨昏性动物。如大多数鸟类，哺乳动物中的灵长类、有蹄类、松鼠、旱獭和黄鼠，爬行动物中的蜥蜴，昆虫中的蝶类、蝇类和虻类等都是昼行性动物，需要较强的光照。而夜猴、蝙蝠、家鼠、猫头鹰、壁虎、蚯蚓和蛾类等都是夜行性动物或晨昏性动物。因此，日出或日落就是昼行性动物或夜行性动物一天活动的开始。也有一些动物，如田鼠无论白天还是黑夜都在野外活动。

（三）光质的影响

尽管生物生活在日光的全光谱下，但不同光质对生物的作用是不同的，生物对光质也产生了选择性。

1. 光质对植物的影响　不同的光质对不同植物的光合作用有不同的影响。高等植物、红藻和褐藻光合作用需要的光质就有不同。

光质不同对植物形态建成、向光性、色素合成及光周期的影响也不同。例如，蓝紫光与青光能抑制植物伸长生长，能更有效地使植物向光性生长和色素合成。高山上的短波光较多，植物的茎叶含花青素较多，这是避免紫外光损伤的一种保护适应。

2. 光质对动物的影响　人类和许多脊椎动物能看见的光只是在可见光波的范围内，因而可见光的强度及照射时间的变化对动物的生殖、生长、发育、行为、形态及体色都有显著的影响。紫外光有杀菌的作用，可引起人类皮肤产生红疹及皮肤癌，但能促进体内维生素 D 的合成和黑色素的产生。

长波红外线是地表热量的基本来源，对变温动物的体温调节和能量代谢起了决定性的作用。

（四）光周期的诱导

1. 光周期诱导对植物的影响　具体表现在对植物的花芽分化、落叶和休眠等方面的影响。长日照植物和短日照植物的花芽分化必须有一定光周期的诱导，落叶树的落叶和某些植物种子或营养体的休眠都必须有一定光周期的诱导。

2.光周期诱导对动物的影响　主要体现在对动物的迁移、筑巢、生殖、冬眠和换羽等的影响。

光周期诱导对鸟类的迁徙和生殖的影响可能是脊椎动物中最显著的。各种鸟类的迁徙和繁殖季节都有特定的光周期。

光周期诱导对某些哺乳动物的生殖和换毛的影响是十分明显的。野兔、雪貂、刺猬等的交配发生在长日照季节,称为长日照兽类。还有一些动物如绵羊、山羊和鹿的交配是在短日照季节进行的,因而称为短日照兽类。无论是长日照兽类还是短日照兽类,交配季节的确定都能使它们在气候和食物最有利时产仔。

生活在表层水中的鱼类,它们的生殖和洄游与光周期有关。如长日照有促进鲑鱼生殖腺发育的作用。春季日照延长,三刺鱼从海洋迁移到淡水;秋季日照缩短,三刺鱼从淡水迁入海水。

很多昆虫的冬眠和滞育主要与光周期变化有关,但温度、湿度和食物也有一定程度的影响。很多昆虫的代谢也受日照长度的影响,一些昆虫依据光周期信号总是在白天羽化,而另一些昆虫则在夜间羽化。

3.生物的昼夜节律　具有昼夜节律的生物种类很多。例如,动物的活动行为、体温变化、能量代谢以及激素的变化等等,都表现出昼夜节律性;植物的光合作用、蒸腾作用等也表现出昼夜节律性。

一般认为,生物的昼夜节律受两个周期的影响,即外源性周期(光周期和温度、湿度、磁场等的昼夜变化)和内源性周期(生物钟)。

二、温度的生态作用

地球表面的温度条件总是在不断变化的,在空间上它随纬度、海拔高度、生态系统的垂直高度和各种小生境而变化;在时间上它有一年的四季变化和一天的昼夜变化。

温度是一种无时无处不在起作用的重要生态因子。温度最主要的是通过对酶活性的影响,来影响生物体内的各种生化反应,从而影响生物体的各种生命活动。此外,温度也可以通过影响降水、风、氧在水中的溶解度等方面而对生物起间接的影响。

(一)极端温度对生物的影响

1.低温对生物的影响　低温对生物的影响可分为冷害、霜害和冻害三种。冷害是指喜温生物在零摄氏度以上的温度条件下受害或死亡。冻害是指冰点以下的低温使生物体内(细胞内和细胞间隙)形成冰晶而造成的损害。冰晶的形成会使原生质膜发生破裂,使蛋白质失活与变性。

2.高温对生物的影响　高温可影响植物有机物的积累(光合作用与呼吸作用的速率之差)、破坏水分平衡、促进蛋白质凝固和酶的变性。高温对动物的有害影响主要是破坏酶的活性,使蛋白质凝固变性,造成缺氧、排泄功能失调和神经系统麻痹等。

动物对高温的忍受能力依种类而异,哺乳动物一般不能忍受42℃以上的高温,鸟类不能忍受48℃以上的高温。多数昆虫、蜘蛛和爬行动物能忍受45℃以上的高温。

(二)生物对极端温度的适应

1.生物对低温环境的适应　长期生活在低温环境中的生物经过自然选择,在形态、生理和行为等方面表现出很多明显的适应。

在形态上,北极和高山植物的芽和叶片常受到油脂类物质的保护,芽具鳞片,植物个体表面有蜡粉和密毛,植物矮小并常匍匐状、垫状或莲座状等,这些特征都有利于保持较高的温度,减轻严寒的影响。相对于生活在低纬度地区的恒温动物来说,生活在高纬度地区的同类动物的身体往往要大,身体的突出结构也相对更小,身体的毛或羽毛的数量会更多或皮下脂肪组织更厚,以减少体内热量的散失。而寒冷地区的恒温动物较温暖地区的恒温动物的外露部分(如四肢、尾、耳朵及鼻)有明显趋于缩小的现象(称阿伦规律),是减少散热的适应。

在生理上,生活在低温环境中的植物常通过减少细胞中的水分和增加细胞中的可溶性糖类等物质来降低冰点,增加抗寒能力。动物则靠增加体内产热量、减少身体热量散失(如皮肤血管收缩以降低体表温度等)来增强御寒能力和保持恒定的体温。

在行为上,主要表现在休眠和迁移两个方面。

2.生物对高温环境的适应　生物对高温的适应也表现在形态、生理和行为三方面。

(1)植物对高温的适应　在形态上,植物有的体表呈白色、银白色,或叶片革质发亮,能反射一部分阳光;有的叶片垂直排列使叶缘向光,减少光的吸收面积,从而减少热量的吸收;根茎的木栓层也有一定的隔

热作用。在生理上，植物对高温的适应主要是降低细胞含水量，增加糖或盐的浓度，以减缓代谢速率和增加原生质的抗凝结力；其次是靠旺盛的蒸腾作用以散失热量。

(2)动物对高温的适应 在形态上，体型小、突出部位更加显著(如鼻高耳大等)。在生理上，适当放松恒温性，使体温有较大的变幅，这样在高温炎热的时刻身体就能暂时吸收和贮存大量的热并使体温升高，尔后在环境条件改善时或躲到阴凉处时再把体内的热量释放出去。在行为上，动物可以采取夏眠、穴居和昼伏夜出等方式来避开高温环境。

(三)有效积温法则

1.有效积温法则的内容和公式 温度与生物发育的关系比较集中地反映在温度对植物和变温动物(特别是昆虫)的发育速率的影响上，即反映在有效积温法则上。

有效积温法则的主要含义是：在最低有效温度(生物开始发育的最低温度，C)和最高有效温度(生物能够发育的最高温度)的范围内，植物和变温动物的生长发育必须从环境摄取一定的热量才能完成某一阶段的发育，而且某一阶段的发育所需要的总热量(K)是一个常数。

有效积温法则可用公式表示：$K = N(T-C)$

其中，K 为一生物某个发育阶段所需要的总积温数，N 为在有效温度范围内所经历的时间，T 为在有效温度范围内的平均温度，C 为最低有效温度。

例如，小地老虎幼虫的发育需要总积温数是 254 日度，最低有效温度是 11.2℃，如果小地老虎幼虫生活在日平均温度为 17.55℃的环境中，那么小地老虎幼虫期应该是 40 天。

2.有效积温法则的实际应用

(1)预测生物发生的世代数 例如小地老虎完成一个世代(受精卵→幼虫→蛹→成虫并产卵)所需要的总积温是 504.7 日度，而南京地区对小地老虎发育的年有效积温是 2220.9 日度，因此小地老虎在南京地区一年可发生的世代数为 4～5 代(2220.9/504.7＝4.54)。

(2)预测生物地理分布的南北界线 因为一个地区一年的有效积温必须能满足一种生物完成一个世代，否则这种生物无法在这儿分布。

(3)预测害虫来年发生程度 如果今年某害虫还没到休眠的虫态时低温就来临，过冬的基数小，来年发生量就大不了。

(4)可根据有效积温制定农业气候区划，合理安排作物。

(5)应用积温预报农时。

3.有效积温法则的局限性

(1)最低有效温度通常是在恒温下测得的，这与昆虫在自然变温条件下的发育有所出入(实际上变温条件下的发育更快)。

(2)有效积温法则是以温度与发育速率呈直线关系为前提，但实际上是呈"S"形曲线的关系。

除此以外，生物的发育同时还受其他生态因素的影响。

(四)温度与生物的分布

1.温度与陆生生物的分布 生物不仅需要适应一定的温度幅度，而且还需要有一定时间的平均温度。

(1)高温的限制作用 高温限制生物分布的原因主要是破坏生物体内的代谢过程和光合、呼吸平衡，其次是植物因得不到必要的低温刺激而不能完成发育阶段。例如由于高温的限制，白桦、云杉在自然条件下不能在华北平原生长；因为高温的限制，苹果、梨、桃不能在热带地区栽培；又由于满足不了足够低温的春化作用，苹果、桃、梨在低纬地区不能开花结实；在长江流域和福建，黄山松因高温限制不能分布在海拔 1000～1200m 以下的高度；菜粉蝶的卵和幼虫不能忍受 26℃以上的高温，所以 26℃就是这种昆虫分布的极限。

(2)低温的限制作用 低温能够成为致死温度，限制生物向高纬度和高海拔地区分布，从而成为了决定植物和变温动物水平分布北界和垂直分布上限的主要因素。例如，橡胶树分布的北界是北纬 24°40′，海拔上限是 960m；苹果蚜虫分布的北界是 1 月等温线为 3～4℃的地区；温度对恒温动物分布的直接限制较小，但也常常通过影响其他生态因子(如食物)而间接影响其分布。很多鸟类秋冬季节不能在高纬度地区生活，不是因为温度太低而是因为食物不足和白昼取食时间太短。

(3)一定时间平均温度的作用 因为对于变温生物来说，某一个生长发育阶段需要一定的有效积温。例如，玉米螟只能分布在气温 15℃以上的日子不少于 70 天的地区；小地老虎幼虫的发育需要总积温数大

约是 254 日度。

2. 温度与水生生物的分布　水由于比热大，因而水温的变化幅度较小。海洋水温昼夜变化不超过 4℃，并随深度增加变化幅度减小。15m 以下深度海水温度无昼夜变化；140m 以下的水域无季节性变化。水温的高低主要通过影响氧气在水中的溶解度来影响水生生物的分布。水温越高，水中的溶解氧越少。

总之，温度和降水是影响生物在地球表面分布的两个最重要的生态因子，两者的共同作用决定着生物群落在地球分布的总格局（图 23-7）。

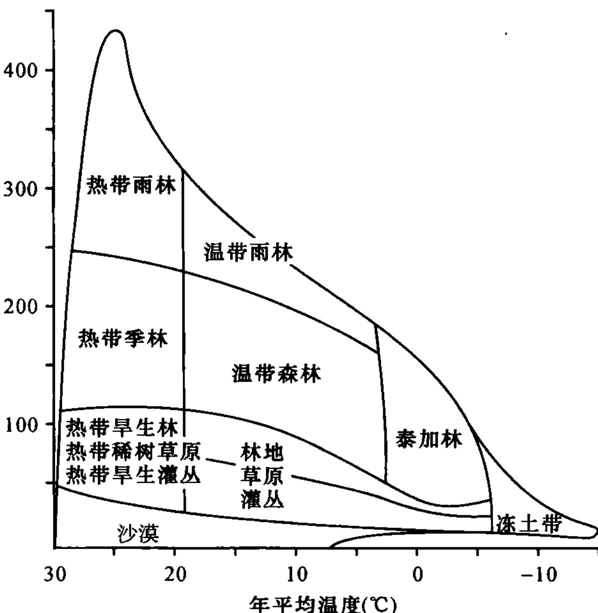


图 23-7　温度与降水决定着群落在地球上分布的总格局

三、水的生态作用

水是任何生物体都不可缺少的重要组成部分，同时也是一切生物代谢活动所不可缺少的，生物体必须保持水分平衡才能进行正常的生命活动。水在细胞和生物体中的具体作用在第一章中已有详述。

（一）水对植物的特殊作用

植物体与外界进行气体交换的同时，要蒸腾大量的水分；同时，水分的大量蒸腾也有助于体内矿质离子的运输。例如，一株玉米一天需要蒸腾约 2kg 的水，小麦每生产 1g 干物质就需要耗水 300～400g。植物体只有在吸收的水量与蒸腾的水量保持平衡时才能正常生长。植物体的吸水速率受土壤供水能力的限制，也受蒸腾速率的影响；而植物的蒸腾速率与外界的光照强度、温度、空气湿度和风速等有关，同时也与自身体表的气孔开闭、数量以及深陷的程度，叶面积大小，表皮细胞外壁角质化的程度，蜡层的有无，贮水组织的有无等有关。

1. 植物的生态类型　依据植物对水分的依赖程度可把植物分为以下几种生态类型：

(1)水生植物　有沉水植物、浮水植物和挺水植物之分。

(2)陆生植物　包括湿生植物、中生植物和旱生植物。

2. 植物对洪涝的适应　对于一般的陆生植物，如果整棵或全部的根长期沉没在水中，会因为缺氧而进行无氧呼吸产生酒精等有毒物质使植物体死亡。有的植物长期生活在水中或水过多的土壤中，会产生一些适应性的结构。

(1)在有氧气的表层土壤或露出水面的植物体上长出大量的不定根，以用于呼吸。如槭树和白松。

(2)在植物体内产生彼此连通的气室即通气组织，以便沉水的部位能借助于通气组织和叶片等与外界进行气体交换。如莲、水稻、水葫芦等。

（二）水对动物的特殊作用

1. 水对水生动物的影响　主要表现为水的密度、盐度、压强、温度和含氧量等因素决定了水生动物的分布。由于自然选择的作用，不同的水生动物对不同的水域环境表现出一定的适应，如果改变它们的生活环境，可能会导致相关动物的死亡。淡水动物（如鲤鱼）不能生活在海洋中，海洋动物（如小黄鱼）不能生活在河水中。适应深海高压环境的鱼类，由于体内也受同样的压力，从深海上升到水面，会因压力迅速减少引起皮肤组织的通透性大增而死亡。

2. 水对两栖动物的影响　两栖动物由于体表皮肤没有角质化，有渗透水和主动摄取无机盐离子的能力。所以在淡水中，水渗人体内，皮肤摄取无机盐离子，肾脏排泄稀尿来平衡调节体内的水盐平衡。陆地环境的湿度大小决定了它们在陆地上的活动范围。

3. 水对陆生动物的影响　由于皮肤蒸发失水、呼吸失水与排泄失水等，有机体有可能会因失水过多而干死，因而陆生动物在进化过程中形成了各种获取水、减少失水或保持体内水分的机制。陆地环境的供水

能力决定了各种陆生动物的分布。在沙漠中只有像骆驼(胃有贮水袋,皮下脂肪组织发达)这样的动物能够生活。只有像拟谷盗(体表几乎没有水蒸发,排泄尿酸)这种昆虫才能定居在大米堆中。

四、大气的生态作用

大气是指从地球表面到高空 1100km 范围内的空气层。大气由氮气、氧气、二氧化碳、氢气、氦、甲烷、臭氧、氧化氮、各种惰性气体及不同含量的水蒸气组成。在干燥空气中,O_2 占大气总量的 20.95%,N_2 占 78.9%,CO_2 占 0.032%。这个比例在任何海拔高度的大气中基本相似。大气中的这些成分中,O_2 和 CO_2 与生物的关系最为密切。由于海拔增高大气压降低,因此氧分压也随海拔增高而降低,如海平面 O_2 分压为 21.23 kPa,而在海拔 5400m 时 O_2 分压为 9.73 kPa,这给哺乳动物的生存带来威胁。

(一)氧的生态作用

大气中的 O_2 大多来源于植物的光合作用,少部分来自于大气层水的紫外线光解作用。在 25～40km 的大气高空层,紫外线促使 O_2 与具有高浓度活性的氧原子结合生成臭氧(O_3),臭氧有过滤紫外线的作用,以免地面生物遭到伤害。

1. 氧气密度与生物分布　动物生存必须消耗能量,这些能量来自食物供给的有机物的氧化过程。由于空气密度很小,因而陆生动物支撑身体必须克服自身的重力,消耗能量比水生动物要大,所需氧气量更多。例如,中华鳖幼鳖在陆地上 28℃和 30℃时,静止代谢率(以耗氧量计算)分别为 134.7 和 180.0mL/(kg·h);而在相同温度的水中,静止代谢率分别是 22.8 及 21.4 mL/(kg·h)。空气的含氧量比水多得多,因而能充分满足陆生动物高代谢率的需要。

陆地空气中的氧分压高,从海平面到海拔 6000m,动物代谢率没有明显改变。由于水中的氧分压小,并随深度的不同而有明显的变化,因而水的氧分压成为水生动物存活的限制因子。

2. 恒温动物对高海拔低氧的适应

(1)海拔高度对动物血红蛋白与氧气的亲和力大小的影响　陆生变温动物的血红蛋白与氧气的亲和力较高,因而高海拔低氧对这些动物的生存和分布不是重要的生态因子。

鸟类和兽类的红细胞中因含有 2,3-二磷酸甘油酸,由于它的变构效应,使血红蛋白与氧气的亲和力较低;随着海拔的增加,红细胞中的 2,3-二磷酸甘油酸浓度增加,导致血红蛋白与氧气的亲和力更小,因而高海拔的低氧分压成了限制恒温动物分布与生存的重要因子。

(2)恒温动物对高海拔低氧的适应　主要体现在以下方面:

①低氧增强了氧气的传递能力　由于低氧刺激,使呼吸中枢对 CO_2 的敏感性增高,动物的呼吸深度加大,增强了肺通气的能力,也促进了肺的换气。

②低氧刺激组织内毛细血管增生　组织内毛细血管增生缩短气体弥散距离,有利于给组织供氧。

③进入高海拔地区后恒温动物的肌红蛋白浓度会增加　骨骼肌中肌红蛋白的携氧能力远大于血红蛋白,这样为低氧状态下的组织提供更多的氧气。

④进入高海拔地区后恒温动物血液中的红细胞数量和血红蛋白浓度都会增加　急性低氧引起红细胞增多,是由于低氧刺激引起肾上腺素分泌增多,刺激贮备器官脾脏收缩,导致红细胞的释放增加。持续低氧刺激,促红细胞生成素增加,刺激骨髓造血组织加速红细胞的生成。

(二)CO_2 的生态作用

1. 大气中 CO_2 浓度与温室效应　大气中 CO_2 来源于化石燃料的燃烧和生物的呼吸作用。近百年来由于工业的迅速发展,导致化石燃料的大量燃烧和植被覆盖率的降低,使大气中 CO_2 的体积分数从原有的 0.029%上升到 0.032%。由于大气中 CO_2 能透过太阳辐射而不能透过地面反射的红外线,导致地表平均温度升高,犹如玻璃温室的热效应。Manabe 等人认为,大气中 CO_2 浓度每提高 1%,地表平均温度升高 0.3℃。但也有人持反对意见,认为大气中 CO_2 增加的同时,尘埃量也相应增加,尘埃作为反射屏障阻挡了太阳辐射,而抵消了 CO_2 的增热效应。

2. CO_2 与植物光合作用　目前大气中体积分数为 0.032%的 CO_2 是植物提高光合作用效率的限制因素。低浓度的 CO_2 对 C_3 植物光合作用的影响比对 C_4 植物更为显著。

五、土壤的生态作用

土壤的生态作用体现在土壤的理化性质对生物的影响。土壤为生物提供了栖息地和营养物,是废物处

理和物质循环的重要场所。

（一）土壤的物理性质与生物

土壤由固体、水分和空气三相组成。固相包括无机物和有机物。

1.土壤的质地与结构　组成土壤的各种大小颗粒按直径可分为粗砂、细砂、粉砂和黏粒。这些不同大小颗粒组合的百分比，称为土壤质地。根据土壤质地的不同，土壤可分为砂土、壤土和黏土三大类。土壤颗粒排列形式、孔隙度及团聚体的大小和数量构成土壤结构，且影响土壤中固、液、气三相比例。

2.土壤水分　土壤水分能影响植物和土壤动物、微生物的生存和分布。

土壤水分是植物获得水分的主要来源；土壤水分通过影响矿物质养分的分解、溶解和扩散，影响土壤微生物对土壤有机物的分解和转化，因而间接影响植物的生长。土壤水分的多少不仅是土壤生物生存的直接条件，还能通过影响土壤的通气程度来间接影响土壤生物的生存与分布。

3.土壤空气　土壤的质地和结构、土壤水分的多少都会影响土壤空气的含量；土壤空气的含量直接影响植物根系、土壤中生活的动物和微生物的呼吸作用。

4.土壤温度　土壤温度随太阳辐射的变化产生了日周期、年周期和空间上的垂直变化。土壤温度直接影响植物根系和土壤生物的新陈代谢，同时通过影响土壤矿物质的溶解速度、土壤气体交换、水分蒸发和微生物对有机物的分解而间接影响植物和土壤生物的活动。

（二）土壤的化学性质与生物

土壤的化学性质主要包括土壤酸碱度、土壤有机质和土壤矿质元素等方面，其中土壤酸碱度是土壤其他化学性质的综合反应。

1.土壤酸碱度对生物的影响

(1)影响土壤矿质盐分的溶解度，从而影响矿质养分的有效性。在碱性土壤中易发生 Fe、B、Cu、Mn、Zn 等有效状态的缺乏；在酸性土壤中易发生 P、K、Ca、Mg 等有效状态的缺乏。

(2)影响微生物的活动，也间接影响矿质养分的有效性。如固氮菌只能生长在中性土壤中。

(3)影响土壤动物区系及其分布。

2.土壤有机质　土壤有机质包括腐殖质和非腐殖质。

(1)腐殖质及其作用　腐殖质是土壤微生物分解有机质时，重新合成的具有相对稳定性的多聚体化合物，主要是胡敏酸和富里酸，占土壤有机物总量的 85%～90%。

腐殖质的作用主要有：①是植物营养的重要碳源和氮源；土壤中 99%以上的氮素以腐殖质的形式存在。②为植物生长提供所需要的各种矿物养料。③腐殖质中的胡敏酸还是一种植物生长激素，可促进种子发芽、根系生长，增强植物代谢活动。④是动物和异养微生物的重要养料和能源，能影响土壤动物的分布与数量，活化土壤微生物。⑤改善土壤结构，稳定 pH 值。

(2)非腐殖质及其作用　非腐殖质是死亡动植物组织和部分分解的组织，主要是糖类和含氮化合物。土壤有机质对土壤团粒结构的形成、保水、供水、通气、稳温也有重要作用，从而影响土壤生物的活动。

3.土壤矿质元素　土壤中的矿质元素有束缚态和溶解态两种状态。近 98%的养分呈束缚态，存在于矿物中或结合在有机碎屑、腐殖质或较难溶解的无机物中，构成了养分的储备源，通过风化和矿化作用，缓慢变为可利用的溶解态。溶解态的矿质元素才可被生物利用。有很多种类的溶解态矿质元素不仅是植物正常生命活动所必需的，而且也是土壤微生物和土壤动物所需要的。

（三）土壤的生物特性

土壤生物特性是土壤中动物、植物和微生物活动所产生的一种生物化学和生物物理学特征。土壤微生物主要包括细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物。它们是土壤中重要的分解者，在土壤形成过程中起重要作用。

土壤动物有上千种，主要包括了线虫、环节动物、软体动物、节肢动物和脊椎动物。它们是最重要的土壤消费者和分解者，通过生命活动能提高土壤肥力、改善土壤结构和通气性。

六、火的生态作用

火的燃烧破坏了生态平衡，同时也为土壤提供了新的有效的矿质养分，促进生物生长。因此，火也是一

种重要的生态因子。火有自然火源和人工火源两种，自然火源如雷击、火山爆发、滚石火花、泥炭自燃等。火有两种主要类型：林冠火与地面火。林冠火发生在林冠上，其破坏性大，可毁灭地面上全部的生物。地面火发生在地面上，仅烧掉地面上的枯枝落叶，容易烧死幼苗和抗火性差的物种，对抗火性强的物种反而有利。

（一）火的有益作用

1. 火把枯枝落叶烧成灰烬，提高土壤供给矿质养分的能力，同时也能减少林冠火发生的可能性。

2. 对于抗火的物种或适应于火的自然更新的物种，火是必需的生态因子。例如，短叶松、五针松及桉树，需要火将其种子从它们的球果中释放出来；桉树木球茎上的休眠芽在火后才能强壮得像灌木样地生长；高冷杉的种子需要高温刺激才能萌发。

3. 火能减少与耐火树种竞争的物种。

（二）火的有害作用

一场森林火及地面火的最大冲击是破坏了自然界的生态平衡，特别是破坏了生物群落和它们错综复杂的关系。

第四节　生物与生物之间的关系

在自然界中，没有一个生物个体是孤立的，它们不仅与周围的各种非生物因素有着直接的联系，而且也与各种生物发生着这样或那样的关系。正因为存在着这些复杂的关系，生物群落和生态系统才有可能处于稳定的状态。群落中的每一个物种都处在与其他物种的相互作用之中，因此对群落和生态系统的稳定性都有一定的贡献。生物与生物之间的关系可分为种内关系和种间关系两方面（表 23-1）。

表 23-1　种内个体间与物种间相互关系的分类

	种间相互作用	种内个体间相互作用
利用同样有限资源，导致适合度降低	竞争	竞争
摄食另一个体的全部或部分	捕食	自相残杀
个体间紧密关联生活，具有互惠利益	互利共生	利它主义或互利共生
个体间紧密关联生活，宿主付出代价	寄生	寄生*

* 种内寄生相对稀少，可能与互利共生难以区别，特别在个体相互关联的情况下

一、种内关系

种内关系可归纳为互助和斗争两个方面。种内斗争主要表现为竞争甚至自相残杀。

（一）种内互助

种内互助主要体现在自身生存的社会分工和合作关系、延续种族的两性关系。人类无论是在原始社会还是处于现代社会，无处不体现出人与人之间的互助和合作关系；甚至还存在利它主义行为。为了捕猎大型动物，狼与狼之间的互助和合作；蜜蜂和蚂蚁等社会性昆虫个体之间的分工与合作；为延续种族，两性个体之间的传粉或交配，这些现象都体现了种内的互助。这种互助关系在生存条件优越的情况下，有利于个体和种群的生存和发展。

（二）种内斗争

由于同种生物的不同个体之间所需要的生存资源（如食物、空间、天敌、异性等）存在很大的重叠性甚至相同，所以在生存资源有限的情况下会发生种内竞争甚至自相残杀。通过适当的种内斗争，优胜劣汰，有利于种群在生存资源有限的情况下更好地得到生存和发展。

种内资源需求可能存在年龄差异或性别差异。例如，蝌蚪与成蛙的食性和生活环境有所不同；蚊子的幼虫是腐生的，成虫雄性主要以植物液汁为食，雌性主要以恒温动物的血液为食。种内在年龄和性别资源

需求上的差异,在一定程度上可以减轻种内斗争的剧烈程度。

二、种间关系

物种之间的相互关系虽然是复杂的和多方面的,但对任何一个物种来说,都只存在着三种可能性:受益(+)、受害(-)和中性(0)。因此如果将两个物种相互作用时的三种可能性加以排列组合,就可以把种间关系概括如表23-2。

表23-2 生物种间关系的9个类型

		弱小物种B		
		+	0	-
强大物种A	+	+,+ 互惠、共生	+,0 偏利共栖	+,- 捕食
	0	0,+ 偏利共栖	0,0 中性	0,- 偏害、竞争
	-	-,+ 寄生、类寄生	-,0 偏害、抗生	-,- 互抗

(一)互惠和共生

1.互惠 互惠是指对生活在一起的两生物个体都是有利的一种种间关系,但这种关系没有发展到彼此相依为命的程度,如果解除这种关系,双方都能正常生存。互惠又称兼性共生或原始合作。

海葵和寄居蟹、蚂蚁与蚜虫、草原上的草食兽同草本植物、蜜蜂与虫媒植物等都是互惠关系。海葵固着在寄居蟹的螺壳上,海葵因寄居蟹的运动而有更多的机会获得食物,寄居蟹也因海葵皮层上的刺细胞而减少了被天敌的攻击。蚂蚁喜食蚜虫分泌的蜜露,而蚂蚁又能驱赶和杀死蚜虫的天敌。木本植物的生长点在茎的顶端(植株生长主要靠顶端分生组织),而草本植物的生长点却在植株的基部(植株生长主要靠居间分生组织),因而草食兽的取食极大地抑制了木本植物的生长,对草本植物的生长却影响不大。

2.共生 共生是指生活在一起的两生物个体之间存在相依为命的一种种间关系,如果这种关系一旦解除,至少有一方不能生存。所以这种关系又称为专性共生。

如地衣中的真菌与单细胞藻类之间的共生、昆虫与某些真菌的共生、昆虫和体内的微生物共生等等。切叶蚁在地下洞穴内修建菌圃以培养某种真菌以作食物,菌圃内的杂菌由工蚁清除;这种真菌离开了蚂蚁菌圃就因为竞争不过野生真菌而不能生存。白蚁自身没有消化纤维素的能力,它之所以能靠吃木材为生,完全靠肠道内多鞭毛虫分泌的纤维素酶的帮助;如果两者分开,两者都会死亡。

(二)共 栖

共栖是指对一方有利,对另一方中性的种间关系,所以又称偏利。例如,麻雀、椋鸟常把巢安置在鹰或鱼鹰等猛禽巢的旁边或附近,以得到保护,而这些猛禽从不伤害它们。因为鹰喜欢猎食较大的鸟和啮齿兽,而鱼鹰则以鱼为食。在高等动物,特别是在大型有蹄动物的消化道里,常常有许多共栖的细菌和酵母菌,它们最适于在消化道内繁殖,并以肠内的废物为营养,它们对动物完全无害。

(三)捕 食

捕食可定义为一种生物以另一种生物个体的全部或部分为食,前者为捕食者,后者为猎物或被捕食者。捕食有植食、肉食和杂食之分。

1.植食 植食是捕食性动物与被食植物之间的关系。植食性动物逐渐杀死或不杀死植物。植食是食物链的基础环节。植食性动物与被食植物之间存在着相互的影响,并在一定程度上达到一种动态的平衡,这也是共同进化的结果。

动物食用植物的方式是多种多样的,有的动物吃整棵植物,而有的只吃植物的局部;有的吃根、茎、叶而有的吃花、果、种子;有的吃组织细胞,而有的却吸取植物的液汁;有的一直在植物体表吃,而有的却钻入植物体内去吃。但大部分动物都只吃植物的非要害部分,因而不会对植物造成重大损害,甚至完全不影响植

物的生长。如牛、羊、马吃牧草时,甚至连牧草的茎尖生长点都不会受到伤害。

作为被食的植物,对植食性动物的分布和数量也有直接的影响。如三化螟只食水稻,它们的分布范围比水稻肯定要小。有些植物还能通过形态、结构、生理生化方面来抵御植食性动物的捕食,如水仙属和兰科等多种植物都含有一些毒性物质,对某些植食性动物有毒害的作用。

植食性动物与植物的关系,不仅仅只表现在食与被食的关系,还表现在植食性动物对被食植物的种群中个体的更新、传粉、种子传播和萌发等方面都有积极的作用。

2.肉食　肉食就是肉食性动物与被食动物之间的一种种间关系,肉食性动物在袭击猎物后迅速杀死猎物而食之。肉食动物的存在使生态系统中的营养物和能量的流通渠道变得多样化,并且提高了生态系统能量的利用率,使生物之间的关系变得更加错综复杂。

肉食动物与被食动物之间存在着多样化的适应,这种适应是协同进化的结果。被食动物在捕食者的选择下,在形态上常利用毒丝(腔肠动物)、毒腺(蜂类、有毒鱼类和蟾蜍等)、墨囊(头足类)、坚硬的外壳(软体动物、龟鳖、甲壳类等)、保护色、警戒色和拟态等进行防卫。在行为上利用变色、恐吓姿态、发出可怕的声音、排放恶臭气味、穴居、集群和迅速移动等方式进行防卫。但一切防卫都只有相对的意义,只能减少被捕食,而不能完全避免被捕食。

肉食动物与被食动物之间也不只是表现为食与被食的关系,还表现为肉食动物往往捕食的只是被食动物中的老弱病残个体,这样一方面使健壮的被食动物有更充分的生活资源,另一方面由于减少了病原体的"天然培养基"而大大地降低了被食动物群体中流行性传染病发生的可能性。

(四)寄　生

寄生是指一个种的生物个体(称为寄生物)寄居于另一个种的生物个体(称为寄主又称宿主)的体内或体表,靠寄主的体液、组织细胞或已消化的物质提供营养而生存。寄生物常常阻碍寄主的生长、降低寄主的生殖力和生活力,但一般不引起寄主的死亡。

拟寄生又称类寄生,指寄生者进入寄主体内吸收营养并把寄主逐渐杀死的寄生现象,是介于捕食关系与寄生关系之间的一类种间关系。如各种寄生蜂和寄生蝇,它们将卵产在鳞翅目昆虫的幼虫和甲虫等的体内或体表,一般都会导致寄主死亡。如果拟寄生的对象即寄主本身也是一种寄生物,则这种拟寄生又称为重寄生。

大多数寄生物是食生物者,仅在活组织上生活,但也有一些寄生物在其寄主死亡后仍能继续存活在寄主的尸体上。

1.寄生的类型　寄生可分为兼性寄生和专性寄生。兼性寄生是一种偶然的寄生现象,寄生物不依赖寄主也能生存,如小杆线虫有时会偶尔潜入人体的肠中获得有利的生存资源,但它们正常的居住处是土壤。专性寄生是寄生物必须长期、或某一生育期、或暂时居住在寄主体上并从中获取营养,离开了寄主就一定不能完成一个生命周期。寄生在寄主体表的叫体外寄生,如蚊、虱、跳蚤、蜱和蛭等;寄生在寄主体内的叫体内寄生,如疟原虫、吸虫、绦虫和线虫等。寄生性的有花植物还可以区分为全寄生和半寄生,全寄生植物不能进行光合作用,半寄生植物只是无机营养来自于寄主。

2.寄生物的类型　寄生物可分为微寄生物和大寄生物。寄生物在寄主体内或体表能否繁殖是区别微寄生物和大寄生物的根本标志。

(1)微寄生物　在寄主体内或体表繁殖。主要的微寄生物有病毒、细菌、真菌和原生动物。

(2)大寄生物　在寄主体内或体表生长,但不繁殖。动植物的大寄生物主要是无脊椎动物,昆虫是植物的主要大寄生物,特别是甲虫和鳞翅目昆虫的幼虫。

3.寄主的类型　有的寄生物在一个生活史中需要几种寄主,能让寄生物在其中进行有性生殖的寄主叫终寄主,能让寄生物在其中进行无性生殖的寄主叫中间寄主。有的寄生物需要的中间寄主不止一种。如日本血吸虫的终寄主是人,中间寄主是钉螺;华肝蛭的终寄主是人,第一中间寄主是淡水螺,第二中间寄主是鲤科鱼类。

4.寄生物与寄主的关系

(1)寄生物与寄主的相互适应和协同进化　由于寄主能为寄生物提供稳定而营养又丰富的生存资源,所以寄生动物的神经系统和感官都有不同程度的退化,而繁殖力却有所提高,以适应寄生动物更换寄主而物种能够得到延续。另一方面,寄主被寄生物感染后会发生强烈的反应。如脊椎动物被微寄生物感染后会

产生强烈的特异性免疫反应，就是植物和低等动物在受到寄生感染后免疫力也有不同程度的提高。

寄主与寄生物之间的协同进化，常常使有害的“负作用”减弱，甚至演变为互利共生的关系。这正是它们存在着相互选择的结果。

(2)寄生物与寄主种群相互动态　寄生物与寄主种群相互动态在某种程度上与捕食者和猎物的相互作用相似。寄主密度的提高使寄生物与寄主的接触机会增加，使寄主种群发生流行病并大量死亡。脊椎动物寄主中许多微寄生物疾病会提高免疫力，使易感种群的个体数减少，疾病的传染力降低。然而，随着新的易感寄主的加入(如新个体的出生)，传染病的感染力会再次上升。因此，这种传染病有循环的趋势，新的易感个体增加时传染病的感染力上升，免疫水平上升时传染病的感染力下降。

(3)社会性寄生物　社会性寄生物不像真寄生物那样摄取寄主组织，而是通过强迫其寄主动物为其提供食物或其他利益而获利，如鸟类的窝寄生。鸟类的窝寄生有种内窝寄生和种间窝寄生之分。母鸭在别的鸭巢中产卵、雌性大杜鹃将卵产在他种鸟的巢中并让他种鸟为其孵卵。还有像人类强迫牛、马劳动等都属于社会性寄生关系。

(五)种间竞争

当两个物种利用相同的有限生活资源时便会发生种间竞争。例如，20 世纪 40 年代中期，橘小实蝇被输入夏威夷，通过竞争，它把较早输入的地中海实蝇从滨海地区和低海拔的山地排挤到了高海拔地区。又如，从南美侵入北美的阿根廷蚁和里氏火蚁已经排除了本地的很多种蚂蚁。因此，生态位要求完全一致的两个物种在同一群落中无法共存，这是一条基本的生态学原理，叫竞争排除原理。生态位的概念见 P866。

可见，两个具有相同生态位的物种在发生竞争时，总是会导致一个物种排除另一个物种。但是，如果在两个物种重叠的分布区内，其生态要求发生分化，使它们在食物、居住地和筑巢地点的选择上略有不同，那么这两个物种就有可能在重叠的分布区内长期共存。

三、生物个体之间的其他关系

(一)化学互助与抗生

一种生物产生的化学物质促进另一种生物或同种生物的生长繁殖，这种现象称为化学互助。例如，生物在土壤中杂居共处时，有些生物产生一些物质，如生长素、赤霉素、维生素等，对其他生物有促进生长的作用；土壤微生物的活动使土壤更肥沃、通气性更好，有利于植物的生长，这也是一种化学互助作用。

一个物种通过分泌化学物质抑制另一个物种的生长和生存即称为化学抗生(或称拮抗、对抗)。例如，在同一培养基中，有青霉菌的生长就会有青霉素的产生和分泌，因而青霉菌附近就不会有大肠杆菌等 G^+ 细菌的生长。又如，抗玉米螟的玉米品种含有一种特殊的化学物质 benzoxazolinones，能抑制玉米螟幼虫的生长和存活。

(二)互　抗

两个物种相互作用，使双方都受害或引起死亡叫种间互抗。互抗大都是由于两种生物竞争有限资源而引起的。例如，当两个物种的致病生物同时侵入一个寄主而导致寄主死亡时，这两个物种的致病生物也会随之死亡，这两个物种的致病生物即为互抗关系。盐生草属植物的叶中含有毒素，牛吃了这种叶会中毒身亡，蜜蜂蛰过人后自身会死亡，像牛与这种植物、人与蜜蜂之间也是互抗关系。

互抗关系有可能会发生在种内，如果寄生物因在寄主体内过多地产卵就会导致寄主和寄生物一同死亡。

(三)中性现象

如果两个或两个以上物种经常一起出现，但彼此间不发生任何关系，即互相无利也无害，那么这种特殊的种间关系就称为中性现象。其原因是共同的生活资源十分丰富，或物种间的生态位重叠甚少。

第二十四章　种群生态学

第一节　种群及其基本特征

一、种群的基本概念

（一）种群的概念

种群是生活在同一时期内，占有一定空间的同种生物个体的集合。种群内的生物个体之间通过种内关系组成一个统一体或系统，这个系统的生物个体与同物种其他种群之间保持着相对的独立性。种群是物种存在的基本单位、繁殖的基本单位、进化的基本单位，也是生命系统更高组织层次（群落）的基本组成单位。

这里说的“一定空间”是具有相对独立性的自然空间，也就是说同一物种的两个种群之间明显存在地理隔离，一般没有来往和交流。这个空间有的界限很明显，如一个水库、一个海岛；有的界限不够明显，如一座高山、一个湖泊。但不能把一个大水库人为划分成两个或更多的空间；一个大水库所有的草鱼只是构成一个种群，而不能将它们划分成两个或更多的种群。

（二）种群的类型

种群可以作为抽象的概念在理论上加以应用，也可以作为具体存在的客体在实际研究中加以应用。种群作为具体的研究对象又可分为自然种群和实验种群、单种种群和混合种群。

自然种群就是在一定自然地理区域内的一个种群，如某一湖泊中的鲫鱼种群。实验种群就是指人工饲养在一个人为空间内的一个种群，如在一个笼子里养的小白鼠种群。单种种群是指在一定空间范围内只有一个的种群，如在某一面粉堆中只有拟谷盗一个种群。混合种群是指在一定空间区域范围内有两个或多个相混生的种群，自然种群实际上都是这个类型的。

二、种群的基本特征

种群虽然是由个体组成的，但种群具有个体所不具有的特征，这些特征大都具有统计的性质。例如，个体可以用出生、死亡、年龄、性别、基因型、寿命、活动期还是休眠期、发育阶段等特征来描述，而种群却只能用这些特征的相应统计值来描述，如出生率、死亡率、年龄组成、性别比例、基因频率和基因型频率、平均寿命、休眠率等。此外，种群还有更高的研究层次，具有种群密度、分布型、扩散、集聚和数量动态等特征，而这些特征是个体所不具有的。总之，自然种群的基本特征可归纳为以下三个方面：空间特征、数量特征和遗传特征。

（一）种群密度和分布型

1. 种群密度的概念与影响因子　种群密度有原始密度与生态密度之分。原始密度就是指每单位空间内某一种群的个体数量，通常讲的种群密度就是指原始密度。例如，某 2 立方米的土壤样方中含有 100 万个某种节肢动物，那么该种节肢动物的原始密度是每立方米 50 万个；然而，这些节肢动物都是生活在土壤颗粒的间隙里，土壤颗粒也占据了相当大的空间，为了更准确地描述种群的实际密度，便产生了生态密度的概念。生态密度是指被实际占据的单位空间内某一种群的个体数量。

这里所提到的“空间”，有时是指三维的立体空间，上述的这个例子的空间就是三维的；有时却是指二维的平面，如在计算人口密度时。

不管一个生境看上去是多么的均一，都可能会在日光、温度、湿度和其他生态因子方面存在一些微小的差异。每一生物个体都只能在适合它们生存的地方生活和生长，这样便常常导致种群的斑点状分布。

种群密度的影响因素有：季节、气候条件、食物储量和其他因素，这些因素通过影响出生率和死亡率、迁出率和迁入率而影响种群密度的变化。但是，种群密度的上限主要是由生物个体的大小和该生物所处的营养级决定的。一般来说，某种生物个体越小或(和)所处的营养级越低，单位空间中的该生物个体数量的上限就会越高。

2. 种群分布型

(1)种群的三种分布型

①随机分布　如图24-1，如果每一个体的生活空间不受其他生物个体分布的影响，如此所形成的分布格局就称为随机分布。随机分布是罕见的，只有当环境十分均一，资源在时空上平均分配而且种群内成员间的相互作用并不导致任何形式的吸引和排斥时，才可能出现随机分布。如分布在森林底层的某些无脊椎动物就是随机分布的。

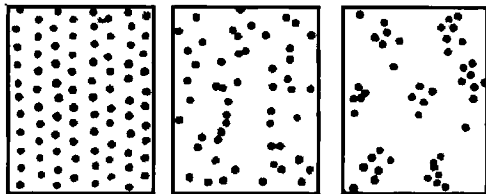


图 24-1　种群的三种分布型

②均匀分布　均匀分布是指相邻个体之间的距离一致的分布形式，也就是说任一个体在种群领域中各个点上出现的机会是相等的。均匀分布是在相当均质的环境中，由于种群成员间进行种内斗争所引起的。如沙漠植物为争夺水分所进行的斗争能导致均匀分布。

③集群分布　这种分布是三种分布型中最普遍、最常见的类型。集群分布的原因有：①资源分布不均匀；②植物种子传播方式以母株为扩散中心；③动物的社会行为。人类的人口分布就是集群分布，这主要是由社会行为、经济因素和地理因素决定的。集群的大小和密度可能差别很大，每个集群的分布可以是随机的，也可以是非随机的；而每个集群内部所包含的个体，其分布可以是随机的，也可以是非随机的。

集群有低水平集群和高水平集群。低水平集群的原因可能是各个个体被共同的食物、水源和隐蔽场所吸引，如灯蛾的趋光、蚯蚓的趋湿和负趋光而发生的集群。高水平集群的原因是集群内部的个体分工与互助合作，如人类自身、蜜蜂、白蚁、蚂蚁等社会性生活动物的集群。

(2)用空间分布指数检验分布型　将一个被调查的种群的生活空间分成若干个小方块，然后对这种生物个体进行样方取样和统计，得出方差(V)和平均数($\bar{x}$)；空间分布指数(I)就是种群个体分布的方差(V)与平均数($\bar{x}$)的比值。即 $I = V/\bar{x}$。

当 $I<1$ 时，种群为均匀分布；

当 $I=1$ 时，种群为随机分布；

当 $I>1$ 时，种群为集群分布。

用空间指数 I 检验分布型常常受到样方大小和数量、生物个体的活动能力的限制。样方小一些，样方数多一些，个体活动能力差一些，用空间指数 I 检验分布型就会准确一些。例如，一个集群分布的种群，如果样方过大，每个样方中的个体数就会越相近，统计的结果就有可能 $I<1$ 而表现出均匀分布。

(二)种群的出生率和死亡率

出生率就是在一定时间段内出生个体的数量除以该时间段内种群的平均个体数量，可用生理出生率和生态出生率表示。生理出生率又叫最大出生率，是种群在理想条件下所能达到的最大出生率。生态出生率又叫实际出生率，是指在一定时期内，种群在特定条件下的实际出生率，它是性成熟速度、生殖年龄的长短、性比率、生殖季节类型(连续的、不连续的或有强烈季节性的)、一年生殖次数、一次产仔数量、妊娠期长短和孵化期长短等因素的综合反应，并且还受环境条件、营养状况和种群密度等因素的影响。

死亡率指在一定时间段内死亡个体的数量除以该时间段内种群的平均个体数量，也可以用生理死亡率和生态死亡率表示。生理死亡率就是最小死亡率，是指在最适条件下所有个体都因衰老而死亡，每一个体都能活到该物种的生理寿命。生态死亡率又称实际死亡率，是指在实际的特定条件下的死亡率，其中只有少数个体能活到该物种的生理寿命，大多数个体将会死于饥饿、疾病、竞争、被捕食、被寄生、恶劣的气候或意外的事故等。生理出生率和生理死亡率都受遗传和年龄组成、性比等因素影响。

（三）种群的年龄结构

1. 年龄结构的概念 年龄结构是指一个种群中各个年龄或年龄组在整个种群中所占的个体数量的比例。

2. 种群结构的表示方法 种群结构常用年龄金字塔来表示，金字塔底部代表最年轻的年龄组，顶部则代表最年老的年龄组，相对宽度代表该年龄组个体数量在整个种群中所占的比例。从生态学角度，通常把一个种群分成三个主要的年龄组：生殖前期、生殖期和生殖后期。

3. 种群年龄结构的三种类型 即增长型、稳定型和衰退型（图 24-2）。

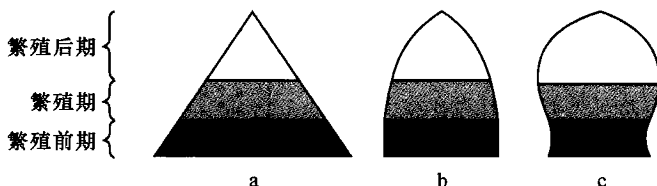


图 24-2 种群年龄结构的三种类型

a. 增长型 b. 稳定型 c. 衰退型

增长型的种群，其种群的出生率较高而增长率较大，并且出现指数增长，其年龄金字塔呈锥体状，即下宽上窄。当种群增长率为 0 左右时，整个种群的个体数量和年龄组成保持稳定，这就是稳定型的年龄结构，其年龄金字塔呈钟形，即生殖前期仅稍多于生殖期的种群数量，生殖后期的个体数量较小。如果种群增长率小于 0，生殖前期的个体数量就会明显少于生殖期和生殖后期，此时的年龄结构金字塔呈壶型。

（四）性别比例

性别比例是指种群中雌雄之间的个体数目比例。大多数动物种群的性比接近 1∶1。有些种群以具有生殖能力的雌性个体为主，如轮虫、枝角类、蚜虫等常是可以进行孤雌生殖的动物种群。还有一种情况是雄多于雌，如某些社会性昆虫。还有很多动物如人、麋鹿等，出生时雄多于雌，年老时雌多于雄。1965 年美国 0～4 岁的男女比例是 104∶100，40～44 岁的性比是 100∶100，60～64 性比是 88∶100，而 80～84 岁的性比是 54∶100。在我国 1～45 岁的人口中，女性少于男性；46～55 人口中，男女比例基本相同；而在 56 岁以上的人口中，女性明显多于男性。

对于动物来说，由于雌性个体产卵量有限，雄性个体产生的精子数目很多，所以处于生殖年龄的雌性个体适当地多于雄性个体的种群会有较大的出生率。

（五）多型现象

由于环境因素的作用，常使种群内的个体在形态、生殖力、体重、色斑以及生理、生态、习性上产生差异，因而产生种群内的不同生物型，这种现象称为种群的多型现象。如蚜虫有有翅蚜和无翅蚜，蜜蜂有蜂王、工蜂和雄蜂的区别，人也有白种人、黄种、棕种人和黑种人。

综上所述，种群的特征多为一些统计的指标，其中，种群密度是种群的最基本特征；出生率和死亡率、迁出率和迁入率直接影响到种群密度的变化；性比通过影响出生率来影响种群密度的变化；年龄结构通过影响出生率和死亡率来影响种群密度的变化。

第二节 种群个体的数量变化

一、自然种群的数量变动

野外种群不可能长期地、连续地增长。只有在一种生物被引入或占据某些新栖息地后，才出现由少数个体开始而装满“空”环境的种群增长。种群经过增长和建立后，既可出现不规则的或规则的（周期性的）波动，也可能较长期地保持相对稳定。许多种类有时会出现骤然的数量猛增，随后又是大崩溃。有时种群数量会出现长时期的下降，称为衰落，甚至灭亡。

二、种群存活的三种基本类型

在一个种群中，同时出生的一组个体称为同生群。种群某年龄(x)的同生群在一定时间后实际存活的个体数量(n_x)除以起始时刻的个体总数就是这个同生群的存活率(l_x)。存活率随时间的变化通常用存活曲线来表示。以 $\lg n_x$ 对年龄 x 作图即可得存活曲线。存活曲线能直观地表达同一年龄组的生物随着年龄的变化而存活的情况。为了方便不同动物的比较，横轴的龄期以各龄期占总存活年限的百分数来表示。一般可将存活曲线分为如下三种基本类型(图 24-3)。

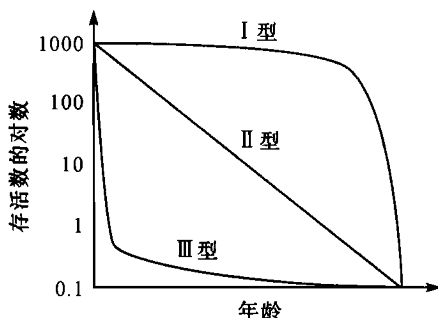


图 24-3　存活曲线的三种基本类型
(表示某同生群出生时为 1000 个个体，到最大存活年龄的存活个体数目的变化)

Ⅰ型：曲线凸型，表示幼体存活率高，而老年个体尤其是在接近生理寿命前的死亡率非常高，如大型哺乳动物和人的存活曲线。

Ⅱ型：曲线呈对角线型，表示在整个生活期中，不同年龄组的死亡率基本相同，如一些鸟类、小型哺乳动物等的存活曲线。

Ⅲ型：曲线凹型，表示幼体死亡率很高，如产卵鱼类、贝类、寄生虫等的存活模式。

大多数野生动物种群的存活曲线类型在Ⅱ型和Ⅲ型之间变化，而大多数植物种群的曲线则接近Ⅲ型。

三、种群的增长模型

(一)种群的净增殖率和增长率

在一个种群中，各个年龄组的存活率(该年龄组的存活个体数除以受精卵数)与生殖率(生殖数除以该年龄组的个体数)的积的累加，所得到的总和就是这个种群的净增殖率(R_0)。例如，假设某一昆虫的种群来自于 1000 个受精卵，其不同虫龄的存活率、生殖率如表 24-1。据表 24-1 计算，该种群这一代的净增殖率 R_0 有两种计算方法：

R_0 = 子代卵数 ÷ 亲代卵数 = 1620 ÷ 1000 = 1.62　　　$R_0 = \sum(A \times B) = 1.62$

表 24-1　种群的净增殖率和增长率的统计表

虫龄段	亲代受精卵数	存活率(A)	存活数	生殖率(B)	子代受精卵数	$A\times B$
0	1000	100%	1000	0	0	0
1		50%	500	0	0	0
2		30%	300	2	600	0.6
3		10%	100	10	1000	1
4		2%	20	1	20	0.02
5		0	0	0	0	0
合计					1620	1.62

种群增长速度是指一个种群在单位时间内的个体数量增加的绝对数量。种群增长率则是指在单位时间里单位种群的个体数量所增加的个体数的多少。如表 24-1，昆虫经过一代的时间，种群增长率为 62%。种群增长率有实际增长率和内禀增长率。实际增长率又称为自然增长率，用 r 表示。r 值也就是出生率和死亡率的差值。r 值还可以按下式计算：$r=\ln(R_0/T)$，其中 T 表示世代时间，它是指种群中子代从母体出生到子代再产仔的平均时间。

从 $r=\ln(R_0/T)$ 式来看，r 随 R_0 增大而增大，随 T 增大而减少。据此式，控制人口、计划生育有两条途径：①降低 R_0 值，就是要降低每对夫妇的生育数；②增长 T 值，可以通过推迟首次生殖时间(晚育)来达到。

内禀增长率就是在生存资源最理想的条件下的种群增长率，受遗传和年龄组成、性比等因素影响。

(二)与密度无关的种群增长模型

与密度无关的种群增长只发生在生活资源始终保持最理想的环境中，种群个体数目的增长呈指数增加。与密度无关的种群增长模型又可分为离散增长模型和连续增长模型两类。

1. 种群离散增长模型 如果种群各个世代不相重叠，即种群中的所有个体都是同一年龄的，如水稻、小麦、白菜等许多一年生植物，以及各种蛾、蝶(成虫一生只产一次卵，交配产卵后成虫立即死亡)等世代明显的昆虫的种群增长是不连续的，称为离散增长模型，一般用差分方程描述。最简单的种群离散增长模型由下式表示：

$$N_{t+1} = R_0 \cdot N_t$$

式中：N_t 表示第 t 世代的种群起始个体数目，N_{t+1} 表示第 $t+1$ 世代种群个体数目，R_0 为世代净增殖率。

如果种群 N_0 以 R_0 速率年复一年地增长，第 t 世代时的种群个体数目 N_t 为：$N_t = N_0 \cdot R_0^t$

方程两边取对数，即得：$\lg N_t = \lg N_0 + t \cdot \lg R_0$

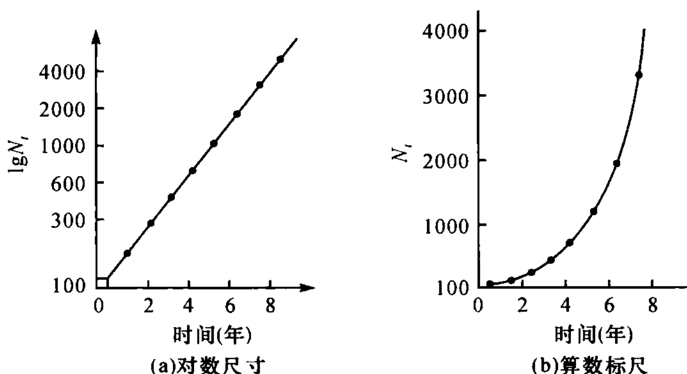
对于一个处于特定生活条件的具体种群来说，上式中的 N_0 和 R_0 是一个已知数，所以上式是一个以 t 为自变量，以 $\lg N_t$ 为因变量的直线方程。

R_0 是种群离散增长模型的重要参数。当 $R_0>1$ 时，种群个体数量增加；当 $R_0=1$ 时，种群个体数量稳定；当 $0<R_0<1$ 时，种群个体数量下降；当 $R_0=0$ 时，种群中的雌体没有繁殖，种群在下一代灭亡。

2. 种群连续增长模型 如果种群的各个世代彼此重叠，也就是种群中时刻都有个体的出生和死亡，种群中存在不同年龄的个体。如人和多数兽类，其种群增长是连续的，称为连续增长模型，可用微分方程描述。假定在很短的时间 dt 内种群的瞬时出生率为 b，死亡率为 d，种群大小为 N，则种群的每员增长率又称瞬时增长率 $r = b-d$，它与密度无关。即：$dN/dt = (b-d)N = rN$

其积分式为：$N_t = N_0 \cdot e^{rt}$

以种群大小 N_t 对时间 t 作图，得到种群的增长曲线(图 24-4)，显然曲线呈"J"形的指数增长。如果以 $\lg N_t$ 对 t 作图，则为直线。



(a)对数尺寸 (b)算数标尺

图 24-4 种群增长曲线(设 $N_t=100, r=0.5$)

瞬时增长率 $r>0$，种群上升；$r=0$，种群个体数量稳定；$r<0$，种群下降。

(三)与密度有关的种群增长模型

因为生存资源是有限的，所以大多数种群的"J"形指数增长一般都是发生在早期阶段，此时密度很低，资源很丰富，因而这种指数增长是暂时的。当随着密度的增大，会导致资源缺乏、生存环境的改变和代谢产物的积累等，种群增长率 r 势必会降低。可见，在自然状况下，种群的增长是与密度有直接关系的。图 24-5 所示为用不同方式培养的酵母菌实验种群数量增长曲线。

种群的有限增长同样分为离散和连续的两类。下面仅介绍常见的连续增长模型——逻辑斯谛方程。

1. 逻辑斯谛方程的两点假设及表达式

(1)两点假设：①有一个环境容纳量(通常用 K 表示)。当 $N_t=K$ 时，种群为零增长，即 $dN/dt=0$；②增长率随密度上升而降低的变化是按比例的。每增加一个个体，就产生 $1/K$ 的抑制影响。换句话说，假设

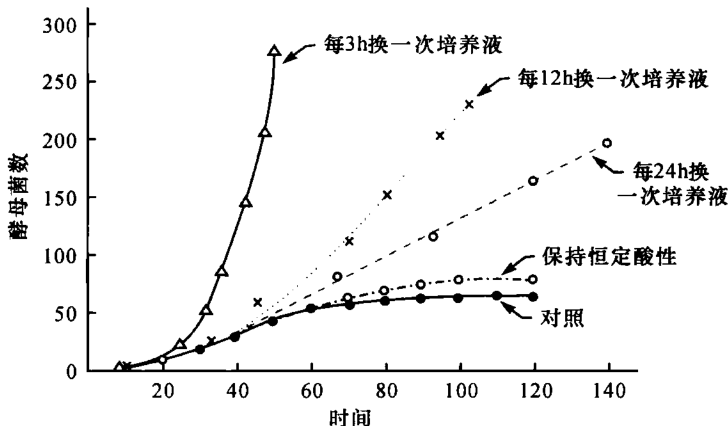


图 24-5 酵母菌种群的增长曲线

某一定的生活资源最多只能供 K 个个体生存，每一个个体占有生活资源 $1/K$；当环境中有 N 个个体时，N 个个体就占有了生活资源 N/K，而可供种群继续增长的剩余资源就只有$(1-N/K)$了。

(2)表达式：$dN/dt = rN\cdot(1-N/K) = (r/K)[K^2/4-(K/2-N)^2]$

其中 r 为理想条件下的种群增长率，即种群潜在的增长率。

2. 逻辑斯谛曲线的五个时期(图 24-6)

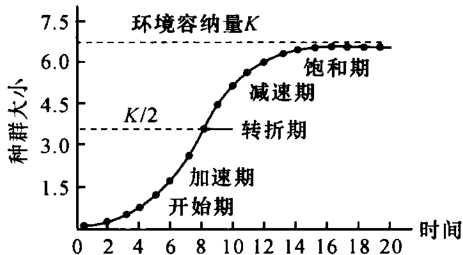


图 24-6 种群增长模型图

开始期：也可称为潜伏期，种群个体数很少(如果是处于新环境，密度低，交配机会太小，同时还需要一定时间的生理调整)，所以密度增长缓慢。

加速期：随个体数增加，密度增长逐渐加快。

转折期：根据 $dN/dt = (r/K)[K^2/4-(K/2-N)^2]$，当个体数达到饱和密度的一半($K/2$)时，$dN/dt$ 最大，即密度增长最快。

减速期：个体数超过 $K/2$ 时以后，密度增长逐渐变慢。

饱和期：种群个体数达到 K 值而饱和。

3. 逻辑斯谛方程的意义 逻辑斯谛方程是许多两个相互作用种群增长模型的基础；是渔业、牧业、林业等领域确定最大持续产量和控制有害动物种群数量的主要模型；模型中两个参数 r 和 K，已成为生物进化对策理论中的重要概念。

例 1 灭鼠时，如果我们只采取杀死老鼠这一个办法，有时效果反而适得其反。因为如果只将老鼠的种群降到加速期或转折期，老鼠种群将会出现指数增长，很快恢复种群数量。更有效的办法是，既要杀灭老鼠，又要清理垃圾，严密储存食物，使环境的负载能力(K)降低，这样才能从根本上控制老鼠的种群数量。

例 2 捕捞鱼虾时，要做到适量捕捞，最好能将种群数量控制在 $K/2$ 左右，这样才能获得鱼虾的最大产量。

例 3 在消灭农业害虫时，只要将害虫的种群数量控制在潜伏期的数量便可达到保护农作物的效果。害虫是不可能全部消灭的，也没有必要全部消灭。

四、影响种群个体数量变化的因素及其调节

(一)影响种群个体数量变化的因素

有外源因素和内源因素两个方面，这些因素都能影响有关种群的生物个体的营养、疾病、行为等，最终都能通过出生率和死亡率、迁入率和迁出率来影响种群个体数量的变化。

1. 种群的外源因素 有非生物因素和生物因素两个方面。非生物因素有光、温、水、气、土、火等，生物因素通过种间的捕食、寄生、竞争和共生等关系都能影响种群数量的变化。

2. 种群的内源因素 包括种群内部个体之间的互助和斗争、年龄结构、性比和遗传特性(如生殖力、寿

命、对后代的照顾、扩散能力等)等因素。

（二）种群数量的调节

种群数量的变动是出生和死亡、迁入和迁出的综合作用,所以种群数量的调节就必须通过调节出生和死亡、迁入和迁出来实现。

1. 种群数量的调节模型

(1)几个概念　如果出生率是随着种群密度的增加而下降,那么这种出生率就叫密度制约出生率(图24-7a 和 b)。同样,死亡率是随着种群密度的增加而增加的,那么这种死亡率就叫密度制约死亡率(图24-7a 和 c)。如果出生率(或死亡率)的变化与密度改变无关,这种情况就叫非密度制约出生率(或死亡率)。如果出生率随着种群密度的增加而增加,或者死亡率随着种群密度的增加而下降的,就称为反密度制约(图24-7d)。有些生物,当生存条件优越而种群密度极低时,交配机会太小,生殖率不高,如运动能力较差的蚯蚓;或种群小,御敌能力差,如麝牛群御敌狼群;或种群小,捕食能力差,如狼群捕食麝牛等。反密度制约因素绝不会使种群密度走向平衡状态。

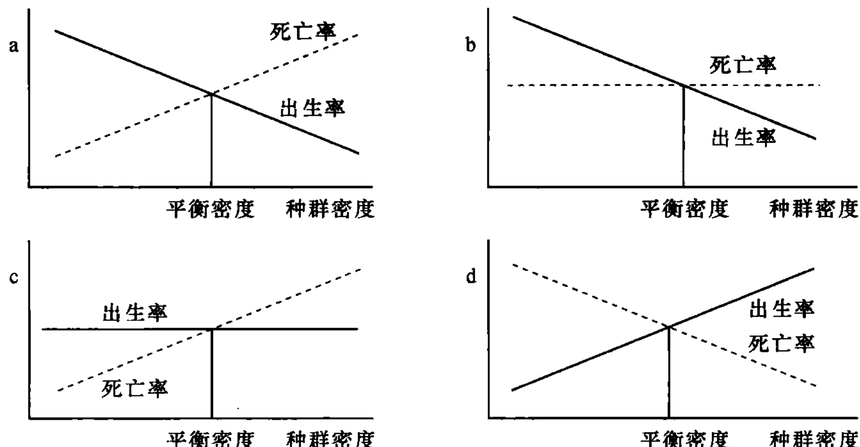


图 24-7　种群数量自然调节的一个简单模型

(种群密度只有在种群出生率等于死亡率时才能达到平衡状态,而且出生率和死亡率必须是受密度制约的)

(2)种群数量调节的两个基本结论

第一,种群密度是随地点而变化的,在适宜的地点,种群密度较高;在不适宜的地点,种群密度较低。

第二,没有任何一个种群是可以无限增长的。

(3)种群数量调节的两个基本原理

第一,如果出生率和死亡率是不受密度制约的,那么种群就不会停止增长。

第二,任何改变出生率和死亡率的因素都会影响种群的平衡密度,即种群数量为 K 值时的密度。

2. 种群密度调节的基本理论　地球上的各种生物种群大多是处于动态的平衡期,这种动态的平衡,一方面是由于许多非生物的和生物的因素都能影响种群的出生率和死亡率;另一方面是通过种群内部的自我调节来保持种群平衡。前者属于外源性种群调节理论,后者属于内源性种群调节理论。

(1)外源性种群调节理论　该理论强调外因对种群数量变动的主导作用。该理论又分为以下两个学派:

①生物学派　生物学派则主张捕食、寄生和种间竞争等密度制约因素对种群调节起决定性作用。密度制约种群数量的变化有反馈调节的特点。当种群数量的增长超过环境的负载能力时,密度制约因素对种群的作用增强,使死亡率上升;当种群数量在负载能力以下时,密度制约因素对种群的作用减弱,而使种群数量增长。例如,疾病、寄生物等是限制高密度种群的重要因素,种群密度越高,流行性传染病、寄生虫病越容易蔓延,结果个体死亡多,种群密度降低;种群密度降低后,疾病反而不易传播了,结果种群密度逐渐恢复。又如,草原上的旅鼠过多时,草原植被遭到破坏,结果食物缺乏导致营养不良而生殖力和免疫力下降,同时容易暴露给天敌等,因而种群数量减少;种群数量减少后,植被又逐渐恢复生长,旅鼠数量也随着恢复过来。

②气候学派　最早提出气候决定昆虫种群密度的是以色列的 Bodenheimer(1928)。他认为天气条件,

如刮风、下雨、降雪、气温、地震、火山爆发等非密度制约因素通过影响昆虫的发育和存活来决定种群密度，证明昆虫早期死亡率的85%～90%是由于气候条件不良而引起的。气候学派多以昆虫为研究对象，认为生物种群主要是受对种群增长有利的气候的短暂所限制。因此，种群从来就没有足够的时间增殖到环境容纳量所允许的数量水平，不会产生食物竞争。非密度制约因素调节虽然没有反馈作用，但它们的作用可以为密度制约因素所调节，即可以通过密度制约因素的反馈机制来调节。当某种非生物因素如人为使用杀虫剂使种群死亡率增加，种群数量大幅度下降时，密度制约因素如食物因素就不再起控制作用，因而出生率就会上升，而种群数量很快就可恢复到原来的水平。

(2)内源性种群调节理论　主张内源性自动调节的学者将研究焦点放在动物种群内部，强调种内成员的异质性，特别是各个体之间的相互关系在行为、生理和遗传特性上的反映。他们认为种群自身的密度变化影响本种群的出生率、死亡率、生长、成熟、迁移等种群参数，种群调节是各物种所具有的适应性特征，对于种内成员整体来说，经过自然选择，这种特征能带来进化上的利益。自动调节学派按其强调点的不同又可分为行为调节学说、内分泌调节学说和遗传调节学说。

①行为调节——温一爱德华(Wyune-Edwards)学说　该学说是在研究鸟类种群的基础上建立的。他们认为，社群行为是一种调节种群密度的机制。社群等级、领域性等行为可能是一种传递有关种群数量的信息，特别是关于资源与种群数量关系的信息。通过社群等级和领域性的社群行为，可把动物消耗于竞争食物、空间和繁殖权利的能量减到最少，使食物供应和繁殖场所等在种群内得到合理分配，限制了环境中动物的数量，使资源不至于消耗殆尽。当种群密度超过一定限度时，领域的占领者要产生抵抗，不让新个体进入，种群中就会产生一部分“剩余者”，它们既没有繁殖的机会，又由于缺乏保护条件也最易受到捕食者、疾病、不良天气条件所侵害，死亡率较高。种内这样划分社群等级，限制了种群的增长，并且这种作用是密度制约的，即随着种群密度本身的变化而改变其调节作用的强弱。

②内分泌调节——克里斯琴(Christian)学说　克里斯琴认为，当种群密度上升时，种内个体受到的社群压力增加，加强了对中枢神经系统的刺激，影响了脑垂体和肾上腺的功能，使得生长激素和促性腺激素分泌减少、促肾上腺激素分泌增加，使得个体的抵抗力减弱、生殖力下降、幼体的成活率减少。具体地说，生长激素的减少使生长和代谢发生障碍；肾上腺皮质的增生和皮质激素分泌的增加，都会导致机体抵抗力减弱(因为糖皮质激素会抑制浆细胞产生抗体)；性腺发育不良和性激素分泌不足，使得生殖力降低，子宫内胚胎死亡率上升，幼体抵抗力减弱。这样，种群增长由于这些生理反馈机制而得到抑制，这样又使种群压力降低。这就是种群内分泌调节的主要机制。该学说主要适用于兽类，对其他动物类群是否适用尚不清楚。

③遗传调节——奇蒂(Chitty)学说　英国遗传学家福特(Ford)第一个提出在种群调节中遗传性变化的重要意义。他认为，在种群密度增长期间，自然选择压力较小、死亡率较低，结果种群内变异类型增加，许多劣质基因保存了下来；当条件恢复正常时，这些劣质个体由于自然选择压力的增加而被淘汰，于是降低了种群内部的变异类型。因此福特认为，种群数量的上升，不可避免地将会通过自然选择压力和遗传组成的改变，为种群数量的减少铺平道路。

在福特等的研究基础上，奇蒂对遗传调节学说做了更准确的概括。他认为，种群中的遗传多样性是种群数量自我调节的基础，种群密度的无限增加主要是靠整个种群自身的质量(优质个体的比例)的下降来防止的，而无须借助于天敌、恶劣气候或耗尽资源的反作用。

除上述三种主要的种群调节内源学说以外，有许多种生物能分泌抑制物来调节种群的密度，这也是一种内源性的种群调节方式。例如，蝌蚪密度高时，蝌蚪会从肠道中向水中排放一种毒素，能限制蝌蚪的生长甚至增加蝌蚪的死亡率。在植物中，桉树有自毒现象，密度高时能自行减少其数量。细菌也有类似的情况：繁殖过多时它们的代谢物就将限制数量的再增加；密度降低时，这些代谢产物少，就不足以起抑制作用，因而数量又能上升。

第三节　种群的适应对策

种群对环境的适应有多种形式，每一种形式都是生物长期进化的结果。其中，生物在形态、生理、生殖和生态等方面的适应，是种群适应环境的主要对策。

一、能量分配对策

在各种生物的生活史中，生物个体的能量分配，有的将更多的能量用于繁殖，从而提高生殖力；有的将更多的能量用于个体自身的生长发育而成大体型，以提高个体的生存力。前者还存在两种类型：一种是将大量的能量一次性地用于生殖，如三化螟的一次性产卵，一株水稻一生只进行一次开花结实，称为单次生殖；另一种是将大量的能量均匀地随时间用于多次生殖，如南瓜、番茄等植物在一生中至少可有 3/4 的时间进行多次生殖。

二、种群的适应对策

（一）形态对策

例如，植物的旱生结构和水生结构、阴生结构和阳生结构，虫媒花、风媒花和水媒花等都有各自特定的形态结构以适应相应的环境。对于动物来说，体型的大小、体表面积的大小、保护色、警戒色和拟态都是动物在形态结构上适应环境的最好例子。

体型大小是生物体最明显的表型，是生物的遗传特征，它强烈地影响到生物的生活史对策。一般来说，物种个体体型大小与其寿命有很强的正相关关系（图24-8），并与内禀增长率有同样强的负相关关系（图24-9）。Southwood(1976)提出了一种可能解释，认为随着生物个体体型变小，其单位重量的代谢率升高，能耗大，所以寿命缩短。反过来生命周期的缩短，必将导致生殖时期的不足，从而只有提高内禀增长率来加以补偿。当然，这种解释不能包括所有情况。另外，从生存角度看，体型大、寿命长的个体在异质环境中更有可能保持它的调节功能不变，种内和种间竞争力会更强。而小个体物种由于寿命短，世代更新快，可产生更多的遗传异质性后代，增大生态适应幅度，使进化速度更快。

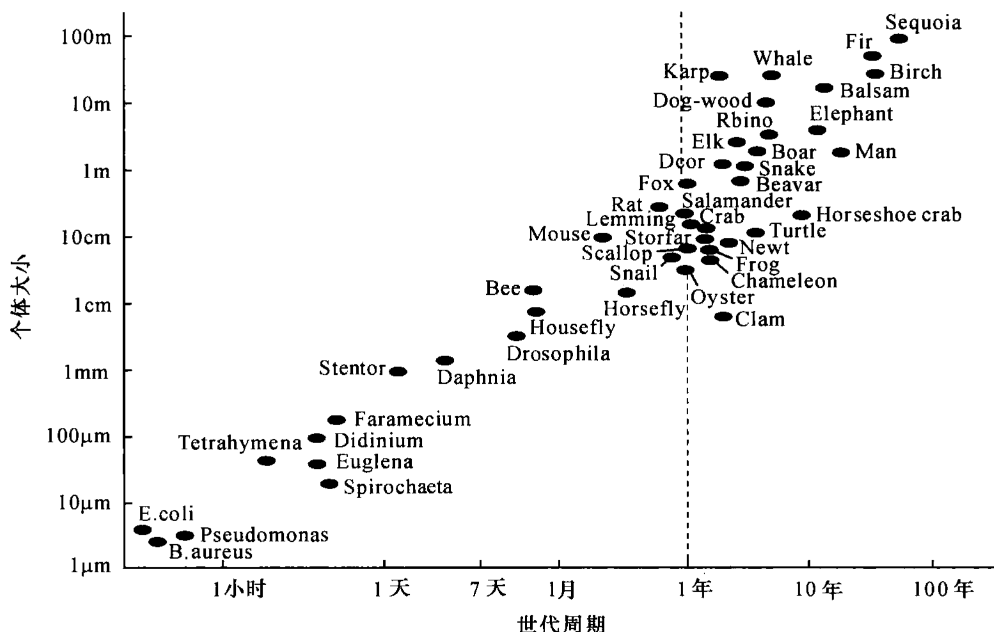


图 24-8 个体大小与世代周期的关系

（二）生理对策

在不同的环境中，同一生物体也能通过自身的调节机制，在生理上发生积极的变化以适应环境。如生物通过生物钟的调节、应激反应、滞育和休眠等来提高个体的生存能力，衰老和死亡有利于种群的更新和生存。例如，一个人从平原到高山，一定时间以后其血液中的红细胞和血红蛋白都会有所增加。

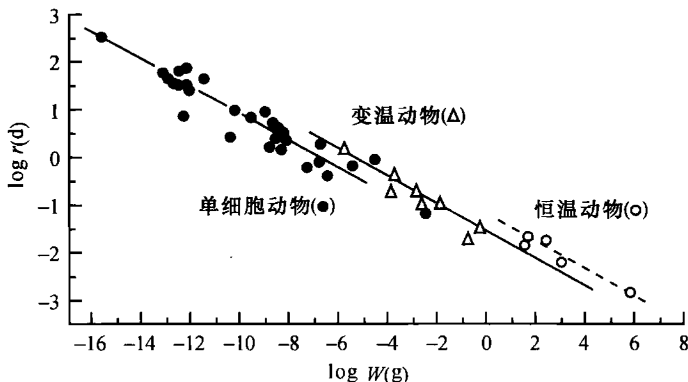


图 24-9 个体重量与种群内禀增长率的关系

(三)生殖对策

处于不稳定环境中的生物总是将更多的能量用于高生殖率来适应环境;处于较稳定环境中的生物总是将较少的能量用于生殖,而将较多的能量用于自身个体的生长。前者称 r-对策,后者称 K-对策。K-对策和 r-对策是两个极端的生殖对策模型。

1. K-对策 在可预测的稳定环境中(如热带雨林),个体数量经常保持在环境最大容纳量 K 水平上,这种种群适应环境的对策称为 K-对策。这类种群是通过增强单个个体的生存能力来实现种群对环境的适应。K-对策者的特点是:寿命长、个体大、晚熟、世代周期长、生殖力弱、多次生殖、育幼能力强、死亡率低、一般扩散能力弱、个体的竞争能力较强,结果是存活力高。可见,K-对策者在生存斗争中,以"质"取胜,获取的能量大多用于"武装"个体自身,以提高单个个体的生存能力,即 K-对策的种群以个体的高生存力取胜。

K-对策种群的死亡率主要与种群的密度因素有关。K-对策者及其种群适应新环境的能力较差,它常出现在群落演替的晚期。大部分脊椎动物和乔木可以看做是 K-对策者。

2. r-对策 在不可预测的多变环境中(如干旱地区和寒带),个体数量经常处于逻辑斯谛曲线的上升阶段,种群通过高出生率和高死亡率来适应多变环境,这种对策称为 r-对策。r-对策者的特点是:寿命短、个体小、早熟、世代周期短、生殖力强、单次生殖、一般无育幼能力、死亡率高、扩散能力强、个体的竞争力弱,结果是繁殖力高。可见,r-对策者在生存斗争中,以"量"取胜,获取的能量大多用于繁殖,以提高种群整体的生存能力,即 r-对策的种群以个体的高繁殖力取胜,并更有利于产生新物种。r-对策种群的死亡率主要与种群的非密度因素有关。r-对策的种群由于高生殖率,个体变异类型较多,因而适应新环境的能力较强,常常出现在群落演替的早期。大部分的无脊椎动物和一年生植物都可以看做是 r-对策者。

r-对策和 K-对策是 r-K 对策连续系列的两个极端。当环境尚未被生物充分占有时,生物往往表现为 r-对策;当环境已被最大限度占有时,生物又往往表现为 K-对策。环境条件不稳定时,采取 r-对策的种群有利;环境稳定时,采取 K-对策的种群有利。除个别适应对策以外,大部分生物都能适合于 r-K 对策连续系列之间的某一过渡类型。

r-对策和 K-对策理论在生产实践中具有重要的指导意义。大部分的有害动物属于 r-对策者;而大部分的珍稀动植物都属于 K-对策者,如大熊猫、虎。

(四)行为对策

例如,植物的感性运动和向性运动、动物的各种先天性行为和后天性行为都有积极适应环境的效果。向光性生长是植物对光照不均匀的生活环境的适应;领地行为是动物对有限的生活资源的一种适应;社群行为有利于集群捕食大型动物和有效地防御,增加交配机会,等等。

(五)生态对策

如日照的季节性变化使很多动、植物进行季节性的繁殖和动物的迁移,水温的季节性变化使很多鱼进行季节性洄游,以适应动、植物对季节性变化的光照、温度、湿度和食物等的需求。多种一年生植物,春季种子萌发,夏季开花,秋季结果,冬季种子休眠。

（六）变异对策

在不同环境中，不同生物体会产生不同的适应性变异，如保护色、警戒色、拟态和生理上的变异等。例如，高山低氧是哺乳类生存的限制因子，美洲鹿鼠从海平面到4000m海拔连续分布了10个亚种，它们血液的血红蛋白结合氧的能力随着海拔升高而增加，即对低氧环境产生了适应性的可遗传变异。

除上述各种对策以外，生物还可以通过世代交替、变态发育以及雌雄异型（如后螠、蛔虫的雌性个体比雄性要大）和生态异型（如蚜虫在食物丰富时生出无翅蚜，在食物缺乏时生出有翅蚜）等方面的不同来适应环境。

第二十五章　群落生态学

第一节　群落及其基本特征

一、生物群落的概念

群落的概念，不同的生态学家由于研究生物的类型和角度的不同，可能会有不同的定义，但都包括了三个基本要素：时间、空间和生物。也就是说，生物群落就是在相同时间聚集在同一地段上的各物种种群的集合；或者说，生物群落就是在某一时间和某一相对独立的空间内全部生物个体的集合。集合中生物个体之间都有着直接或间接的关系，并以食物链和食物网的形式予以体现。

二、群落的基本特征

群落作为种群与生态系统之间的一个生物集合单位，具有自己特有的一些特征，这是它有别于生态系统的根本所在。其基本特征主要有以下几个方面：

（一）群落中的物种具有多样性

生物多样性主要包括三个层次：遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。

1. 群落中的物种多样性　任何一个生物群落都是由一定种类的动物、植物和微生物种群所组成。不同的种类组成不同的群落类型，如热带雨林的生物种类组成与温带夏绿阔叶林的种类组成就很不相同。因此，生物种类的组成是区别不同群落的首要特征。而一个群落中生物种类数目（即丰富度）和每个物种个体数量的多少及分布（即均匀度），则是度量群落中物种多样性的基础，用物种多样性指数来度量。即物种多样性指数取决于物种的丰富度和均匀度两个方面。

测定物种多样性指数的方法有多种，按照辛普森建立的数学模型，在数值上，

物种多样性指数 D ＝随机取样的两个个体属于不同物种的概率

＝1－随机取样的两个个体属于相同物种的概率

例如，甲群落中有 A、B 两个物种，A、B 两个物种的个体数分别是 99 和 1，而乙群落中也只有 A、B 两个物种，个体数各为 50。比较两个群落的辛普森多样性指数。

在甲群落中，A、B 两个物种出现的频率分别为 0.99（＝99/100）和 0.01（＝1/100）；在乙群落中，A、B 两个物种出现的频率都是 0.5（＝50/100）。

$D_{甲}=1-(0.99\times0.99+0.01\times0.01)=0.0198$

$D_{乙}=1-(0.5\times0.5+0.5\times0.5)=0.5$

即乙群落的多样性指数更高。

2. 物种多样性在空间上的变化规律　物种多样性有随纬度的增高、海拔的升高或水域深度的增加而逐渐降低的趋势。水域深度对生物多样性产生影响，是因为在深水区阳光减少甚至消失、温度降低、氧气含量减少。

3. 影响物种多样性在空间上变化规律的因素

（1）进化时间的迟早　热带群落由于比较古老，群落有足够的时间发展进化，所以物种多样性较高。

（2）物种扩展时间的长短　物种从多样性高的热带扩展到多样性低的温带需要足够的时间，而且往往在物种传播途中可能被高山、河流等障碍物所阻挡，因此温带地区的群落与热带的相比，其物种是未充分饱和的。

（3）空间异质性的大小　从高纬度的寒带到低纬度的热带，环境的复杂性增加，即空间异质性程度增加。空间异质性程度越高，提供的生境类型越多，导致动植物群落的复杂性也高，从而物种多样性也越大。

（4）气候稳定性的高低　在生物进化的地质年代中，地球上唯有热带的气候是最稳定的，所以，通过自然选择，那里出现了大量狭生态位和特化的种类，故物种多样性高。而在高纬度地区，由于气候不稳定，自然选择有利于具有广适应性的生物，所以物种多样性小于低纬度地区。

（5）竞争　在气候环境严酷的地区，例如极地，自然选择主要受气候因素控制；但在气候温和而稳定的热带地区，生物之间的竞争则成为进化和生态位分化的主要动力。

（6）捕食　由于捕食者的存在，将被食者的种群数量压到较低水平，从而减轻了被食者的种间竞争。竞争的减弱允许有更多的被食物种共存。较丰富的种群又支持了更多的捕食者种类，因此捕食者的存在可以促进物种多样性的提高。

（7）群落生产力　如果其他条件相等，群落的生产力越高，生产的食物越多，通过食物链食物网的能流量越大，物种多样性就越高。

上述各种因素及其组合方式，对于影响不同生物群落类型的生物多样性可能会有差异。

（二）群落内部具有优势物种

如松林中松树的个体数目（多度）最多，树冠覆盖地表面积（覆盖度）最大，在不同地点出现的次数（频度）最多，于是松的种群在松林中能够凭借自己的大小、数量和生活力对群落的结构、功能和稳定性产生重大影响，这些物种就称为群落的优势种。优势种具有高度的生态适应性，它常常在很大程度上决定着群落内部的环境条件，因而对其他种类的生存和生长有很大影响。优势种通常是植物种类。

群落的不同层次有各自的优势种，如森林群落中，乔木层、灌木层、草本层和地被层分别存在各自的优势种，其中乔木层的优势种，即植物群落中优势层的优势种称为建群种。它决定着整个群落的内部构造和特殊环境。如果群落中的建群种只有一个，则称为单建群种群落或单优种群落；如果具有两个或多个同等重要的建群种，则称为共建种群落或共优种群落。热带森林几乎全是共建种群落，北方森林和草原则多为单优种群落。

但是，群落这种稳定是相对的，在物种类型方面，可能会有物种的灭绝和新物种的产生；在个体数量上，也会存在一定的变化，甚至优势种也会发生改变。

（三）群落具有一定的时空结构和营养结构

每一个自然群落都有一定的时间结构、空间结构和营养结构，并且是相对稳定的。时间结构反映在四季的区别和昼夜的差异，尤其是农田的群落结构。

（四）群落具有相对的独立空间

例如，一个池塘或岛屿的生物群落所占的空间是比较独立的，但一座山或草甸草原的生物群落所占的空间就没有明显的界限，而存在群落的交错区。

（五）群落具有一定的动态特征

从总的趋势上看，任何一个群落都有它发生、发展、成熟（即顶极阶段）、衰败与灭亡的阶段，即演替。同时，动态变化还可以体现在季节和年际上的动态。

第二节　生态位

一、生态位的概念

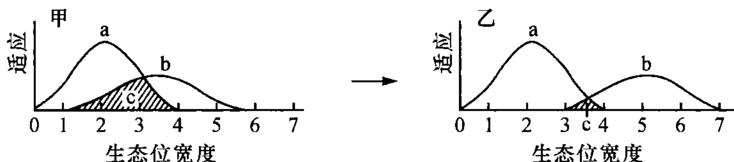
生态位指的是生物种群在群落和生态系统中的生活方式和它们在时空上占有的地位，也就是一个种群的生物需要什么样的生活资源以及它们在生活过程中对生态系统起什么作用。比如，人类的生态位包括：人类的生存和生殖等活动需要一定范围内的光强、温度、热量、水量、空气含氧量和湿度、居住和活动空间、重力场、地磁场等非生物因素，以及人类对各种非生物因素所产生的一定范围的影响；需要一定种类和数量

的营养成分或食物，以及从人体中获得营养或栖息场所等生存或繁殖条件的生物种类和数量……因此，生态位具有多维的性质。

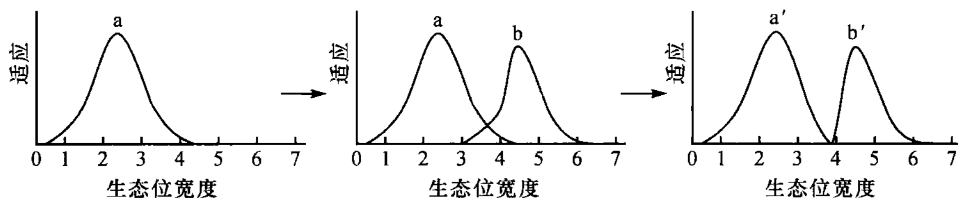
二、生态位的重叠、竞争与分化

群落中生态位相似的物种可能会发生竞争，夺取生态位。在两个物种的生态位完全重叠时，竞争优势较大的物种就会把另一物种完全排除掉，这就是生态学上的竞争排除原理。该原理决定了同一群落中不可能有两个物种的生态位是完全相同的。

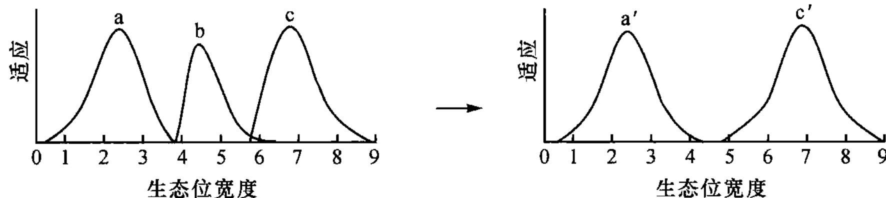
如果两个物种的生态位发生部分重叠，当每个物种都占有部分无竞争的生态位且资源都比较丰富时，这两个物种可能不会发生竞争而长期实现共存；当每个物种占有的无竞争生态位资源都十分有限时，具有竞争优势的物种可能会部分甚至全部占有那部分重叠的生态位，即生态位发生分化，减少了它们之间的竞争，使它们共存下来（图 25-1A）。生态位越相似的物种，在不重叠资源有限的情况下竞争越激烈，选择压也就越大。减少生态位竞争的方式主要有食物特化和时空分离两大方面，后者又包括时间上的分离、空间的垂直分离和水平分离。大熊猫几乎只食竹子，绿啄木鸟专吃蚂蚁，非洲牛椋鸟属（*Buphagus*）专门从大动物皮毛中啄食扁虱，牛背鹭是目前世界上唯一不以食鱼为主而以昆虫为主食的鹭类。秧鹤和湿地鸢几乎只食大型的蜗牛，但它们分布在美国的不同地域；北大西洋和北太平洋海岸各种海鸟尽管食性和生殖周期几乎完全相同，但觅食地域各有不同。许多阳生与阴生、乔木与灌木及草本生活在一起，形成垂直结构。狮子与老虎食性相同，狮子白天寻食，老虎傍晚寻食；老鹰与猫头鹰食性也一样，前者昼出而后者夜出。淡水湖中的四大家鱼不仅食性不同，活动的垂直空间和水平空间也有明显差异。



A.两物种生态位的重叠、竞争、分化和移动图解
甲.经过自然选择生态位分化，重叠部分c缩小或消失
乙.两物种相安无事，但b种群发生了生态位移动



B.生态位压缩图解



C.生态位释放图解
物种b的消失导致物种a和c的生态位宽度都扩大

a. 本地物种　b. 侵入物种　a′. 生态位发生了变化的本地物种　b′. 生态位发生了变化的侵入物种

图 25-1　生态位的变化图解

图 25-1A 中，在竞争分化前，物种 a 的生态位宽度是 0～4，物种 b 的生态位宽度是 1～5.5；竞争分化后，物种 b 的生态位发生移动并压缩到 3～7。生态位宽度是一个生物所能利用的各种资源之总和，一种生物的生态位宽度越大，这种生物所能利用的各种资源的范围越大；如果是温度资源，则这种生物生存的适宜温度范围越大。

如果构成一个群落的物种具有很宽的生态位，那么这个群落一旦遭到外来竞争物种的侵入，本地物种就会被迫限制和压缩它们对资源的利用，缩小生态位宽度，又称生态位压缩，如图 25-1B；相反，相关物种的生态位宽度就会扩大，又称为生态位释放，如图 25-1C。

达尔文发现，在加拉帕戈斯群岛上的 14 种地雀的主要区别是身体和喙的大小和形态，而喙的大小决定了它们所食植物种子的不同，这样就减少了它们在食物上的竞争。老鹰和猫头鹰的生态位比较接近，自然选择使它们一个在白天活动，一个在夜间活动，这样就使它们各就各位而避免了竞争。

生态位多样性是群落结构相对稳定的基础。

第三节　群落的结构

群落结构包括物理结构和生物结构。群落的物理结构纯属空间上的物理特征，如一个群落的垂直方向上有乔木、灌木、草本、蕨类、苔藓、地下根系和土壤微生物，树冠上生活的动物、树干上生活的动物、地面上生活的动物和地下生活的动物，等等；水平方向上的陆生生物和水生生物，阳生生物和阴生生物，等等。群落的生物结构包括物种的类型、优势物种、群落的演变、群落内部物种间的相互关系。群落的结构决定着群落的功能，群落功能主要体现在群落作为能量和营养物质的处理者是如何工作的，即怎样实现能量的流动和物质的循环。群落的形成是相互作用的物种之间协同进化的结果。

群落的结构有空间上的结构和时间上的结构两种基本类型。此外，两群落之间往往有特殊的交错区与边缘效应。群落的特定结构由群落中各种生态因子的不均匀性，以及各种生物不同的生物学特征所决定，是群落中各种群之间以及种群与非生物环境之间相互竞争和相互选择的结果。所以，群落具有特定的结构，可以尽可能地减少生物与生物之间、生物与非生物之间的矛盾，可以使空间资源、信息资源、物质资源和能量资源得到充分利用，从而增加群落结构的复杂性和稳定性。

一、群落的结构单元

群落空间结构取决于两个要素，即群落中各物种的生活型及相同生活型的物种所组成的层片，它们可看做群落的结构单元。

（一）生长型和生活型

1. 生长型　植物可以根据它们之间的亲缘关系进行分类，也可以根据它们的生长型不同进行分类。生长型是根据植物的可见结构分成的不同类群。例如，树木是一种生长型，草类也是一种生长型；常绿与落叶、乔木和灌木、木本与非木本等都可分属于不同的生长型。陆生植物大体上可分为六种主要的生长型：乔木（顶端优势明显的、直立的木本植物）、藤本植物（木本攀缓的茎）、灌木（顶端优势不明显的丛生木本植物）、附生植物（地上部分完全依附于其他植物体上生长）、草本植物（没有多年生的地上木质茎）和藻菌植物（包括藻类、地衣、菌类和苔藓等植物）等。植物这些不同的生长型决定了动物不同的生长型，因此共同构成了群落的垂直结构，即群落的层次性。

2. 生活型　生活型是生物对外界环境适应的外部表现形式，也可以作为一种分类系统，即按生活型对生物进行分类。植物生活型是指地上部分的高度与其多年生组织之间的空间位置关系，多年生组织是指冬季或旱季休眠并可存活到下一个生长季节的鳞茎、块茎、根或种子的胚组织或分生组织。相同生活型的生物，不但体态相似，而且在生活方式和习性等各种适应特点上也是相似的，这是相同生活型的各种生物对相同环境条件趋同进化的结果。按照生活型的不同，J. Braun-Blanquet 于 1932 年将植物区分为附生植物、高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、地下芽植物、一年生植物、浮游植物、水生植物、土壤微生物、内生植物（指地衣和藻类及生活在动植物体内的各种微生物）等 10 种生活型。又如热带雨林中的各种食果实的鸟具有相同的生活型，它们有着相同的生活资源和相似的生活方式；还有荒漠中的各种食种子的动物，溪流中的各种滤食性无脊椎动物都有相同的生活型。

Raunkiaer 把植物区分为 5 种主要的生活型，见表 25-1。这五种生活型的比例就是一个地区的植物生活型谱，可以反映植物对环境的适应，特别是对气候的适应。在一个植物生活型谱中，高位芽植物所占的比例越大，说明群落所处的气候条件越温和；如果在一个群落中，地面芽和地上芽植物占优势，则说明该群落

所处的环境条件比较寒冷;荒漠群落则以一年生植物为主要成分。

（二）层　片

层片概念由甘姆斯(H. Gams)于1918年引入,是指由相同生活型或相似生态要求的物种所组成的机能群落,是群落生态结构单位的代表,有一定的种类组成,所包含的各个种具有生态生物学的一致性和一定的小环境。例如,针阔叶混交林主要由五类基本的层片所构成:第一类是常绿针叶乔木层片,第二类是夏绿阔叶乔木层片,第三类是夏绿灌木层片,第四类是多年生草本植物层片,第五类是苔藓地衣植物层片。

表25-1　植物的5种生活型及其特征

生活型名称	特　征
一年生植物	以种子度过不利季节,生活史(从种子到种子)在一个年度内完成
隐芽植物(或地下芽植物)	芽隐藏在地面以下的鳞茎或块根上
地面芽植物	多年生的枝或芽紧贴于地表,并常盖以植物的枯死物
地上芽植物	多年生的枝或芽位于地面以上大约25cm高度处
高位芽植物	多年生的芽距离地面25cm以上,如乔木、灌木和藤本植物

二、群落结构

（一）群落的空间结构

群落的空间结构主要由植物种类在空间上的配置所决定。空间结构包括垂直空间上的结构和水平空间上的结构。

1. 群落的垂直结构　群落的垂直结构最直观的就是它的成层性。成层性不仅表现在地表以上而且也表现在地下;不仅表现在陆地而且也表现在水中。

(1)成层结构的现象　苔藓植物、草本植物、灌木和乔木自下而上分别配置在群落的不同高度上,形成森林群落的垂直结构;群落中植物的垂直结构又为不同类型的动物创造了栖息环境,在每一层次上,都有一些动物特别适应于那里的生活。草原群落可分为草本层、地表层和根系层。草本层随着季节的不同而有很大变化;地表层对植物的发育和动物的生活有很大影响;而草原根系层的重要性比任何其他群落的根系层更大。水生群落的分层现象主要是由光的穿透性、温度和氧气的垂直分布所决定的。

在群落垂直结构的每一个层次上,都有各自所特有的生物栖息。一般来说,群落的层次越明显、分层越多,群落中的动物种类也就越多。虽然活动性很强的动物可以出现在几个层次上,但是总有一个最喜欢的层次。在每一个层次上活动的动物种类在一天之内和一个季节之内是有变化的,而这些变化是对各层次上生态条件变化的反应。

(2)成层结构的原因　成层现象的形成是由于各种生态因子在垂直方向上的不均匀性,以及各种生物的生物学特征的差异性(如植物有乔木、灌木,有阴生和阳生等;动物有飞禽和走兽,有浮游动物和底栖动物等)。陆生植物群落的分层现象主要由光强在垂直方向上的差异性决定;水生植物群落的分层现象主要由光的穿透性、温度和氧气的垂直分布所决定。动物的分层现象,主要与食物有关,其次还与不同层次的微气候有关。

(3)成层结构的意义　成层结构使垂直方向上的空间资源得到充分的利用,各层之间在利用和改造环境中,具有互补作用。它不仅缓解了植物之间争夺阳光、空间、水分和矿质营养(地下成层)的矛盾,而且由于植物在空间上的成层排列,扩大了植物利用环境的范围,提高了同化功能的强度和效率。成层愈复杂,即群落结构愈复杂,植物对环境利用愈充分,提供的有机物质也就愈多,因此,直接或间接以植物为食的动物种类和数量也越多。可见,群落成层性的复杂程度是生态环境的一种良性指标。

2. 群落的水平结构

(1)水平结构的现象　植物群落水平结构的主要特征就是它的镶嵌性。镶嵌性是植物个体在水平方向上的分布不均匀造成的,从而形成了许多小群落。

(2)水平结构的原因　水平结构的形成是由于各种生态因子在水平方向上的不均匀性(非生物的如地形的变化和土壤理化性质的差异等;生物的如动物活动以及人类的影响),以及各种生物的生物学特性的差异性(如植物有水生、湿生、中生和旱生之分,有阴生和阳生之分等;动物有水栖和陆栖等)。

(3)水平结构的意义　水平结构使水平方向上的不同类型的空间资源,即不同的地形、不同的土壤结构

和不同的水域空间能得到相应生物的充分利用;同时也促使其他生活资源如阳光、水分、矿物质等得到充分的利用,减缓生物之间的竞争,促进群落的繁荣。

(二)群落的时间结构

1.群落的时间结构现象 群落的时间结构有昼夜上的结构和季节上的结构。

(1)群落的昼夜结构 植物的生命活动在昼夜有变化,如多数植物白天开花而招引相应昆虫前来传粉;蚯蚓白天在土壤中生活,是土壤层片上的主要生物类群,而在夜间则爬出土壤,在地表生活又成为地表层的主要生物类群。

(2)群落的季节结构 这一现象是群落中的各种生物生命活动与气候一年四季的周期性变化有关。很多植物在一年四季中有萌芽、生长发育、开花和结果的周期性变化,如落叶植物春天长出新叶、夏天绿色成阴、秋天枯黄、冬天树叶全落。很多动物如青蛙春天"苏醒"、夏季繁殖、秋季储能、冬天休眠,有的动物如家燕还有季节性迁徙等。

2.群落时间结构的成因 群落的时间结构是不同生物种类的生物学特性在时间上的差异与生态因子昼夜变化和季节变化相互作用的结果,导致了群落空间结构在时间上的相互更替,形成了群落的时间结构。

3.群落时间结构的意义 群落时间结构的存在能使同一空间内的各种物质和能量资源时时得到充分利用,减少种间竞争,提高群落的生产力。

(三)群落的营养结构

包括食物链和食物网,具体见第二十六章第三节"生态系统的结构"。

(四)影响群落结构的因素

1.生物因素 生物群落结构总体上是对环境条件的生态适应,但在其形成过程中,生物因素起着重要的作用,其中以竞争和捕食的影响作用最大。

竞争导致生态位的分化,因而对群落的物种组成与分布有很大影响,进而影响群落结构。捕食的对象如果是群落的优势物种或关键物种,有利于提高物种的多样性;如果捕食的对象是劣势物种,则会降低物种的多样性。优势物种被大量捕食,生物量大大降低,非优势物种的生存机会就能得到提高。如果在一个生物群落中有一些虫媒花的植物,那么有关的传粉昆虫就成了这个群落的关键物种;食物链的最高营养级生物往往也是关键物种。只要关键物种从群落中消逝或大增,就会对群落结构造成重大影响。流行性病害、虫灾可以使相关的动植物大大减少而影响群落结构。

2.干扰作用 干扰就是对正常过程的打扰或妨碍。对于生物群落的结构来说,农牧业、狩猎、施肥、污染,以及地震、火山爆发、洪涝、雷电等因素,都对群落结构有干扰作用。有的干扰能降低群落结构的复杂性和物种的多样性,如干旱使一个池塘干涸而失去池塘物种的多样性。也有的干扰,尤其是中度干扰能增加群落结构复杂性和物种的多样性,如大陆的多次断开和岛屿的形成,大大地增加了物种的多样性。

3.空间异质性的作用 群落环境的不均匀性就是空间的异质性。空间是指非生物的环境空间和群落中植物的时空结构的空间。空间异质性越高,意味着有更多样的小生境供更多的物种共存。

三、群落交错区与边缘效应

(一)群落交错区和边缘效应的概念

群落交错区又称生态交错区或生态过渡带,是两个或多个群落之间的过渡区域。如森林和草原之间有一个森林草原地带,两个不同的森林类型之间或两个不同的草原群落之间也都存在交错区。此外,像城乡交接带、水陆交接带、农牧交错带等也存在生态过渡区。不同的群落交错区的形状与大小各不相同。过渡带有的宽,有的窄;有的是逐渐过渡的,有的变化是突然的;有持久性的,也有在不断变化的。

群落交错区是一个种群竞争的紧张地带。在这里,群落中物种的数目及一些种群的密度比相邻群落大。群落交错区物种的数目及一些种群密度增长的趋势被称为边缘效应。如美国伊利诺斯州森林内部的鸟仅有 14 种,而在林缘地带达 22 种;我国大兴安岭森林边缘具有呈狭带状分布的林缘草甸,每平方米的植物种数达 30 种以上,明显高于其内侧的森林群落与外侧的草原群落。

(二)边缘效应的原因

由于过渡区的地形复杂,兼有相邻各种不同类型的一些生态特点,因此,生态条件多样,生活资源千差

万别，这样能减少种间竞争，满足多样化的物种的生存。

（三）生态过渡带的主要特征

1. 它是多种要素联合作用和转换的区域。

2. 这里的生态环境抗干扰能力弱，对外力的阻抗相对较低，界面区生态环境一旦遭到破坏，恢复原状的可能性很小。

3. 这里的生态环境的变化速度快，空间迁移能力强，因而也造成生态环境恢复的困难。

第四节　群落的动态

生物群落的动态包括三个方面的内容：群落的内部动态（包括季节变化与年际间变化）、群落的演替和地球上生物群落的进化。以下着重谈群落演替。

一、演替的概念及其发生的原因

（一）演替和顶极群落的概念

群落是一个动态系统，它是不断发展变化的，生物生生死死一代顶替一代，能量和物质也不停地在群落中流动和循环。如果群落一旦受到干扰和破坏（如森林遭到砍伐、草原被烧荒等），它还能慢慢重建：首先是先锋植物在遭到破坏的地方定居，后来又被其他种植物所取代，并且总是后来者占优势，直到群落恢复它原来的外貌和物种成分为止。群落的结构和物种及其数量随时间的推移而发生的有规律的变化过程就称为群落的演替。

演替所达到的最终状态就是物种组合达到最稳定的群落，即顶极群落。顶极群落的特征具体见表25-2。顶极群落有多种类型，具体类型取决于气候特点、土壤湿度和营养、地形、风、火和各种生物因素（尤其是动物的活动）等，因而形成了气候顶极群落、土壤顶极群落、地形顶极群落和动物顶极群落四种主要类型。

表 25-2　顶极群落与正在演替中群落的特征比较

群落特征	顶极群落	演替中群落
生物体大小	大	小
生物的繁殖和散布能力	弱	强
生物寿命	长	短
生命周期	长、复杂	短、简单
物种多样性	高	低
群落结构层次	复杂	简单
食物链主要类型	腐食链	捕食链
群落净生产量	低	高
有机物总量	多	少
无机物循环	封闭	开放
腐屑在营养物再生中的作用	重要	不重要
营养保持能力	强	弱
内部共生关系	发达	不发达
抗干扰能力	强	弱
信息量	多	少
总生产量/呼吸量	=1	>1
总生产量/生物量	低	高
熵	低	高
生态位	窄	宽

气候顶极群落具有正常地形与土壤特性，而且其特征不为临近所出现的外力所干扰。气候顶极群落最能反映大气候的特点。由于土壤因素偏离正常特征，生长的植被在演替系列和顶极群落中发生特化，这类终极群落称为土壤顶极群落。地形顶极群落是局部地形（如温带地区的阳坡和阴坡）产生一种具有特色的植被，由这类植被发展而成的顶极群落。通常，特定的地形、地貌特征形成特殊的土壤条件，伴随特殊的小气候，因此形成的顶极群落又可称为地形—土壤顶极群落。有时一个植物群落的结构和组成为某种动物经常的、强有力的活动所制约，使原先的群落朝着与这类动物所施压力相平衡的方向发展，即某种占优势的动物改变了植被，构成了一个与该种动物活动密切联系的动态系统，这种群落称为动物顶极群落。

（二）演替发生的三个主要理论

演替概念主要是由植物学家 J. E. B. Warming(1896)和 H. C. Cowles(1901)提出来的，后来对演替的研究曾导致各种演替理论的出现。

1. 促进作用理论　该理论是最早的和最经典的演替理论，由 F. E. Clements(1916，1936)提出。他认为最早定居的生物将环境改造得对自己越来越不利，而更有利于新侵入的生物，这种情况一再发生，直到顶极群落形成为止。因此，演替是一个渐进的、有序的、有一定方向的和可以预见的过程。

2. 抑制作用理论　该理论是 F. E. Egler 于 1954 年提出的，他认为演替具有很强的异源性，因为任何一个地点的演替都取决于谁首先到达这里。每一个物种都试图排挤和压制任何新来的定居者，使演替带有很强的个体性。没有一个物种会对其他物种占有竞争优势，首先定居的物种不管是谁，都将面临所有后来者的挑战。因此，演替不一定是有序的，是难以预见的。

3. 忍耐作用理论　该理论由 J. H. Connell 等人于 1977 年提出。他们认为，早期演替物种的存在并不重要，任何物种都可以开始演替。较能忍受有限资源的物种将会取代其他物种，演替是靠这些物种的侵入或原来定居物种逐渐减少而进行的，主要决定于初始条件。

以上这三个理论都一致预测：在一个演替过程中，先锋物种总是最早出现，但这些定居物种通常都是短命的和易消失的。这三种理论的重要区别在于物种取代的机制不同：促进理论认为物种取代为前一个演替阶段所促进；抑制理论认为物种取代受到已定居物种的抑制和排挤，直到原定居物种受到损害或死亡为止；忍耐理论认为物种取代不受原定居物种的影响，较能忍受有限资源的物种将会取代其他物种。可以说，上述三个理论在不同的群落演替中都有着或多或少的体现。

由此可见，演替的动力是生物之间以及生物与非生物之间的相互作用，还有生态系统的外力变化（如星球之间的相互作用，地震、海啸和火山爆发等）。演替中有进化，但演替中更多的是生物的迁移。

二、演替的主要类型

演替通常可以区分为初生（级）演替和次生（级）演替；自发演替和异发演替。

（一）初级演替

从一个未被生物占领过的原始裸地或湖泊开始的演替称为初级演替。1883 年 8 月 7 日，印度尼西亚某岛火山爆发，碎屑及岩浆铺地厚达 60m，生物全部被消灭，成了一片裸地。一年之后，地面上稀稀疏疏长出了草，人们还在地中找到了一个蜘蛛。到了 1909 年，已有 202 种动物生活于这块新的土地上了。1919 年动物物种增加到 621 种，1934 年增加到 880 种。在此期间植物也逐渐繁茂起来，出现了一些小的树木。这是一个极好的初级演替全过程的实例。

上述所讲的是在周围已有繁茂的生物群落的情况下的初级演替，所以时间很短。实际上初级演替一般说来是一个漫长的过程，包括很多阶段。例如，从一个原始的岩石地区演替成一个顶极群落的阔叶林要经过地衣、苔藓、草本、灌木和森林等五个主要阶段。

1. 地衣阶段　由于岩石是固体，并且缺乏有机营养，所以在岩石上能生存的生物至少具备两种能力：一是能从岩石中获得矿质养料，二是自养的。因为地衣是由能进行光合作用的藻类生物与能分泌多种酸性物质（统称地衣酸）的真菌共生而成的，真菌的极细菌丝还容易伸入岩缝中获取矿质养料，因此只有地衣能在岩石上生存下来。地衣分泌的多种地衣酸以及地衣死亡后的残体被腐生性微生物分解所形成的腐殖酸能溶解岩石，形成土壤，使地衣中的真菌能更好地获取矿物质。这样，通过地衣和腐生性微生物的共同作用而形成岩石表面的土壤。薄薄的土壤就有一定的提供矿质养分和保水的能力，为生活史较短的苔藓这样一类的植物创造生存和繁衍的条件。所以，地衣有生物群落形成的开路先锋的美称。

2.苔藓阶段　苔藓植物比地衣长得更高，竞争日光的能力更强，繁殖力也更强，因而它们终于顶替了地衣而居于主导地位。苔藓的生产力更大，死亡后的残体也更多．因此可供更多的腐生性微生物所分解，产生更多的腐殖酸类物质又加速了岩石的溶解，进一步促进了土壤的形成，并为一些小型动物如螨、蚂蚁、蜘蛛等提供了生活场所。

3.草本植物阶段　当土壤增加到足够厚度而能保持湿度的时候，草本植物的幼苗就能生存，并逐步发展取代了苔藓。这时，有更多的昆虫甚至小型哺乳动物也有了自己的生态位。土壤的腐殖质增加，结构得到改善，通气性更好，也利于更多的生物生存。由于土层不够厚，不能四季保水，所以只能适应一、二年生的草本植物定居。只有当土层足够厚，能四季保水时，才会有多年生草本定居的机会，并逐渐占优势。随着土层的不断增厚，依次出现灌木和乔木。

4.灌木阶段　首先出现的是喜光灌木，以后灌木大大发展．而草本植物逐渐衰败下来。随着草本植物的减少，昆虫种类也略有减少，而鸟类则由于树木提供了浆果及掩蔽所而增多。

5.森林阶段　在灌木丛中，乔木生长起来，最终占有优势。乔木的树冠连成一片，其下荫蔽而缺少阳光，一些耐阴的灌木和草本植物继续生存下去，动物种类和数量大大增加。这时，地面潮湿，苔藓重新长出，树木枯死落地，被腐生生物分解形成丰富的腐殖质。最终达到顶极群落。

综上所述，这五个阶段的演替与土壤的形成和不断增厚、保水能力的增强，以及不同植物的生活史长短不一、根系生长的深浅、植株的高矮、竞争水肥和阳光的能力的不同等方面都有着直接的关系；另外，木本的实生苗(种子萌发而成的幼苗)需要遮阴，它们不能在开阔的地方萌发生长，而且这些实生苗生长缓慢，也无法与生长迅速的草本植物相竞争。

(二)次级演替

次级演替是在原来已经存在的生态系统被破坏后重新发生的演替。次级演替一般都比初级演替进行得快。例如，砍伐森林、改种作物后又撂荒不用，大火烧光植被，河流堵塞而成沼泽等，造成生物群落的全部消失，此时开始发生的群落演替即是次级演替。此外，像淡水池塘或湖泊也可能由于泥沙的沉积或干枯，逐渐演替成森林，这一过程一般需要经过以下六个演替阶段：

1.裸底阶段　此时几乎没有什么植物能够扎根生长。最初只有浮游生物，并在湖底出现一薄层有机质；随着浮游生物的增加，以微小生物为食的石蚕和小鱼等其他生物也相继出现；与此同时，泥沙的流入和有机质混合并沉于湖底，为有根植物的定居创造了条件，于是像轮藻、眼子菜和金鱼藻一类的沉水植物就在湖底软泥扎根生长了起来。

2.沉水植物阶段　沉水植物的大量出现和繁殖，蜻蜓稚虫、浮游动物和小甲壳类动物也相继出现，湖底的有机质等沉积物迅速增加使湖底逐渐升高、湖水变浅，于是有些植物就可以把根扎在湖底而叶浮于水面，即浮叶根生植物出现，如睡莲和荇菜等。

3.浮叶根生植物阶段　浮叶根生植物大量出现和生长后，光线不能射入水中，以至于沉水植物越来越少，水生动物的活动空间大为增加，于是动物的种类逐渐变得多样化，水螅、青蛙、潜水甲和以浮叶根生植物的叶为食的各种水生昆虫纷纷出现。

4.挺水植物和沼泽植物阶段　湖水水面的季节性波动，使湖边浅水地带的湖底时而露出水面、时而被水淹没，以至于浮叶根生植物不能生存，于是挺水植物如芦苇、泽泻、香蒲等就占据了这一地带。陆生的动物类群越来越多，野鸭等动物也就成了这里的常见动物。

5.湿生草本植物群落阶段　挺水植物出现以后，由于湖底密集根系的发展和每年有大量的植物叶沉入水底，使湖底的有机物质大量增加，湖泊边缘的沉积物也开始变实变硬，很快就形成了坚实的土壤。这时候大部分湖面因长满了苔草、莎草科植物而演变成了沼泽，即演替成了湿生草本植物群落。

6.森林群落阶段　随着地面的进一步抬升和排水条件的改善，在沼泽植物群落中会出现湿生灌木，接着灌木逐渐让位于杨树、榆树、槭树和白皮松等乔木。随着森林密度的加大，这些不耐阴的树种会被耐阴的树种如山毛榉、铁杉和雪松等所取代，并逐渐成为优势物种，即到达森林群落阶段——顶极群落阶段。

一般来说，动物的演替是随着植物群落的演替而发生的。

根据引起演替的动力的不同，演替也可分为自发演替和异发演替。自发演替是指生态系统内自身变化引发的演替，已定居物种的生命活动引起生态环境的变化(如土壤的形成和营养物质的积累等)可促进下一个群落取而代之。异发演替是指生态系统外力所引发的演替过程，例如，沼泽地的演替会因为溪流流量减

少这个外力而使沼泽水位逐渐下降，导致一个适应较干沼泽地的新群落的出现。

综上所述，演替过程可包括生物的侵入、定居和竞争三个基本环节，最终都能发展成为物种丰富、结构复杂而又相对稳定的顶极群落。

三、影响演替的主要因素

生物群落的演替是群落内部关系（包括种内和种间关系）与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。影响演替的因素既可以分为生物因素和非生物因素，也可分为生态系统的内部因素和外部因素，但以下几个方面的因素通常是非常重要的。

（一）植物繁殖体的迁移、散布和动物的活动性是群落演替的先决条件

植物繁殖体的迁移和散布普遍而经常地发生着。因此，任何一块地段，都有可能接受这些扩散来的繁殖体。任何一块裸地上生物群落的形成和发展，或是任何一个旧的群落为新的群落所取代，都必然包含有植物的定居过程。故植物繁殖体的迁移和散布是群落演替的先决条件。对于动物来说，植物群落成为它们取食、营巢、繁殖的场所。当植物群落环境变得不适应它们生存的时候，它们便迁移出去另找新的合适生境；与此同时，又会有一些动物从别的群落前来找新的栖居地。因此，每当植物群落的性质发生变化的时候，居住在其中的动物区系实际上也在作适当的调整，使得整个生物群落内部的动物和植物又以新的联系方式统一起来。

（二）群落内部的生物关系及环境的变化是演替的动力

群落内部环境的变化常常是由群落本身的生命活动造成的。在有些情况下，群落内物种的生命活动，使微气象条件和营养条件发生改变，为自己创造了不良的居住环境，从而促进其他生物的定居和加快自身的灭亡，使原来的群落解体，为另一些物种的生存提供了有利条件，引发演替。

组成一个群落的物种在其内部以及物种之间都存在特定的相互关系，这种关系随着外部环境条件和群落内环境的改变而不断地进行调整。新物种迁入首先表现的大多是负相互作用，如捕食、竞争，定居后出现生态位的分化；虽然经过适应后表现为正相互作用的增加，但很快会由于种内矛盾加剧，或改变了的环境使实际生态位缩小，或其他物种的入侵，形成周而复始的更替。事实上当种群密度增加到一定程度时，不但种群内部的关系紧张化了，而且竞争能力强的种群得以充分发展，而竞争能力弱的种群则逐步缩小自己的地盘，甚至被排挤到群落之外，这种情形常见于尚未发育成熟的群落。此外，流行性病害、害虫爆发、新的生物分类单位（如种、亚种和生态型）的不断产生也促进了演替。

（三）外界环境条件的变化是诱因

虽然决定群落演替的根本原因存在于群落内部，但群落之外的自然发生的因素如星球之间的相互作用，气候变化、地震、海啸、火山爆发、山洪暴发、水土流失、沙化等常可成为引起演替的重要条件。

（四）人类活动是重要的影响因素

人对生物群落演替的影响远远超过其他所有的自然因子，因为人类社会活动通常是有意识、有目的地进行的，可以对自然环境中的生态关系起促进、抑制、改造和建设的作用。放火烧山、砍伐森林、开垦土地、过度放牧、建造人工湖和水库、环境污染等等，都可使生物群落改变面貌。人还可以经营、抚育森林，治理沙漠，使群落演替按照不同于自然发展的道路进行。人甚至还可以建立人工群落，将演替的方向和速度置于人为控制之下。

四、群落演替的特征

演替的方向表现为从初始的先锋期发展到顶极期，主要体现为物种和个体数由少到多，个体由小到大，由低等到高等，群落由不稳定到稳定等；演替的速度表现为初级演替非常缓慢而次级演替比较快；演替的效应表现为在其自然发展过程中定居物种将环境改变成对自己不利，而对其他物种有利。因此，一般来说，群落演替是有规律的、有一定方向的和可以预测的。相反，环境污染、发生地质灾害等都有可能导致逆行演替的发生。

第二十六章　生态系统生态学

第一节　生态系统的基本概念

一、什么是生态系统

生态系统就是在一定空间范围内的全部生物及其赖以生存的非生物环境之间，由于不断地进行物质循环和能量流动过程而形成的统一整体。在一个生态系统中，通过生物与生物之间、生物与非生物之间的相互作用，实现了物质循环和能量流动。

系统是指彼此间相互作用、相互依赖的事物有规律地联合的集合体和有序的整体。一般认为，系统至少具有三个特征：①系统是由多种成分组成的；②各种成分不是独立而是相互联系和相互作用的；③每个系统具有独立的、特定的功能。

生态系统的空间范围是没有严格界线的，但也不是随意划分的，具有相对独立性。如某人消化道中的微生态系统，池塘生态系统，各大洲的森林生态系统等，都有相对独立的空间范围。

二、生态系统的基本特性

1. 生态系统属于生态学研究的最高层次。生态学研究的四个层次是：个体、种群、群落和生态系统。
2. 生态系统内部具有一定的自我调节能力。
3. 生态系统具有能量流动、物质循环和信息传递等三大功能。
4. 生态系统中营养级的数目受限于生产者所固定的最大能值和这些能量在流动过程中的巨大损失，因此生态系统营养级的数目通常不会超过5～6个。
5. 生态系统是一个动态系统，要经历一个从简单到复杂、从不成熟到成熟的发育过程。

第二节　生态系统的组成成分

任何一个生态系统都是由生物群落和非生物环境共同组成的。为了分析的方便，将生态系统区分为非生物环境、生产者、消费者和分解者四大基本成分。其中，非生物环境、生产者和分解者是一个能自我维持的生态系统所必需的三大成分。

一、非生物环境

非生物环境为生物群落中各种生物的生存直接或间接提供物质和能量，可以分为以下三个方面：

1. 参加物质循环的无机元素和化合物

如C、H、O、N等多种化学元素，水、氧气、二氧化碳和各种无机盐等多种无机物。

2. 联系生物和非生物的有机物质

如蛋白质、糖类、脂类、腐殖质等。

3. 气候因素

如光照、温度、压力、湿度、风和雨雪等。

二、生产者

生产者就是自养型生物，包括光能自养型生物和化能自养型生物。生产者是生物群落中各种生物的关键类群，它们通过光合作用或化能合成作用将非生物的物质和能量转化成为生物能利用的物质和能量，从而实现了非生命物质到生命物质的转化，开始了生态系统中物质的循环和能量的流动。

三、消费者

消费者是营捕食性和寄生性生活的异养型生物。按其营养方式上的不同，捕食性的生物又分为三类：

1. 食草动物

食草动物是直接以植物体为营养的动物，故又称为素食动物。这类动物统称为一级消费者。

2. 食肉动物

食肉动物是以食草动物为营养的动物。如以浮游动物为食的鳙鱼，以食草昆虫为食的鸟类。这类动物统称二级消费者。

3. 大型食肉动物或顶极食肉动物

以二级消费者为食的动物统称三级消费者（二级食肉动物）。以三级消费者为食的动物又称为四级消费者（三级食肉动物）。如果一个种群没有营捕食性天敌的话，那么这个种群就是顶极消费者。例如，以蝗虫为食的鸟类被猫头鹰等猛禽所食用，则猫头鹰就属于三级消费者；人、狮子、虎等，往往是生态系统中的顶极消费者。

有很多的消费者是杂食性的，它们属于哪一级的消费者要根据当时所食的食物来定。有的消费者的食性会随季节和年龄的不同而有差异。如蚊子的幼虫（孑孓）是腐生的，而成虫却是半寄生的。麻雀在冬季以吃植物为主，在夏季以吃昆虫为主。

各级消费者对于被食用的生物来说，不单单是一种消费者，实际上也促进了被食用的生物种群的更新和进化，有利于提高被食者的种群的生存能力；并且，消费者的活动还有帮助植物传粉、传播种子的作用，从而提高了植物的繁殖能力和生存机会。

四、分解者

（一）生物类型

分解者是营腐生性生活的异养型生物，主要是多种的细菌和真菌，也有某些原生动物和蚯蚓、蛆（苍蝇的幼虫）、孑孓（蚊子的幼虫）、白蚁、粪金龟子、秃鹫（专以兽尸为食）等腐生性动物。

（二）分解作用的实质和过程

分解作用的实质就是把枯枝落叶、动物粪便和遗体等非生命有机物最终分解成为简单的化合物，供给生产者利用。

分解作用的具体过程是：通过物理和生物的作用把生物遗体分解为颗粒状的碎屑；碎屑中的大分子有机物被分泌到细胞外的各种水解酶水解成可溶性的小分子有机物质，如纤维素酶将纤维素水解成葡萄糖；分解者将小分子有机物吸收到细胞中进行氧化分解，最终成为 CO_2、H_2O 和各种矿物质，同时释放能量。

（三）影响分解的因素

有机物被分解的速率与有机物类型，土壤分解者类型，土壤温度、湿度、通气状况、pH 等有关。

在自然界中，单糖被分解者分解的速率最快，其次是半纤维素。经过一年的时间，单糖有 99%、半纤维素有 90%、纤维素有 75%、木质素有 50%、蜡有 25%、酚有 10%被分解。

土壤温度较高、湿度较大、通气良好和 pH 适中的环境，分解者的活动较强，有机物被分解较快，土壤不易积累有机物，腐殖质偏少，土壤肥力较低。正因为如此，热带雨林的土壤较为贫瘠。

以上四大成分是每一个稳定生态系统所必需的。有的学者主张把非生物环境的三个方面与生物群落的三大成分并列起来，因而组成生态系统就有六大基本成分了。

第三节 生态系统的结构

生态系统的结构有空间结构、时间结构和营养结构。前面我们讨论过生物群落的空间结构和时间结构,生态系统的非生物因素在空间的垂直方向和水平方向上,以及昼夜和不同季节都存在着差异。生物群落时空上的结构和非生物因素在时空上的差异使生态系统也有时空上的结构。

下面我们着重讨论生态系统的营养结构——食物链和食物网。

一、食物链和食物网概念

(一)食物链

1. 食物链的概念 生产者所固定的能量和物质,通过一系列取食和被食的关系而在生态系统中按一定的顺序传递。各种生物的这种按其取食和被食的关系而排列成的链状营养关系称为食物链。

生态系统中的食物链不是固定不变的,它不仅在进化历史上有改变,在短时间内也可能会改变,如蛆和苍蝇、蝌蚪和成蛙的食性就有不同,因而它们在食物链中的营养地位就有差异。

2. 营养级的概念 在食物链"草→食草昆虫→食虫小鸟→蛇→鹰"中,草处于第一营养级,食草昆虫处于第二营养级,食虫小鸟处于第三营养级,蛇处于第四营养级,而鹰处于第五营养级。必须说明的是,由于动物的杂食性,同一生物在不同的食物链上其所处的营养级往往不同。就前面所说的食物链中,鹰处于第五营养级;当鹰捕食食虫小鸟时,鹰就处于第四营养级了。

3. 食物链的类型 生态系统的食物链可以分为捕食链、碎屑链(又称腐生链)和寄生链三种类型。

捕食链是以初级消费者食用生产者活体有机物开始的食物链。碎屑链是以获取动植物遗体或粪便中有机物开始的食物链。生态系统中还有很多寄生生物类型,它们的生活史较为复杂。以寄生物从寄主体内或体表获取物质和能量开始,这个寄生物可能被别的生物重寄生,这样的食物链称为寄生链。

捕食链是人们最容易看到的食物链,但它在绝大多数的生态系统中并不是主要的食物链,最主要的实际上是碎屑链。因为在大多数陆地生态系统和浅水生态系统中,生物量的大部分不是被捕食者所捕食,而是死后被腐生生物所利用。例如,在潮间带的盐沼生态系统中,活植物被动物吃掉的大约只有10%,其他90%是在死后被腐食动物和小分解者所利用。捕食链只是在某些水生生态系统中才是主要的。例如在某一个池塘中,浮游植物大多被浮游动物和鲢鱼所食,大多数的浮游动物又成为鳙鱼的饵料。

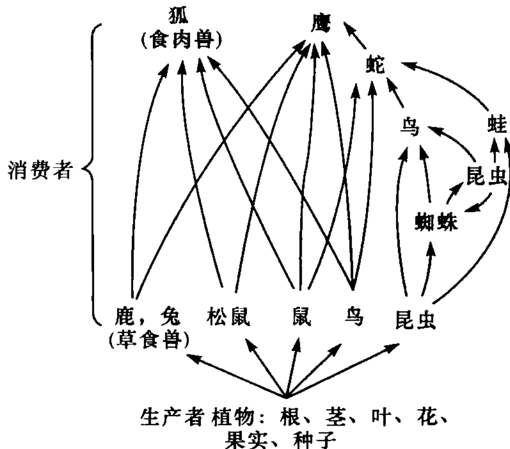


图 26-1 食物网示意图

(二)食物网

由于绝大多数的动物都是杂食性的,每一种生物的天敌往往也不是单一的,所以生态系统中的各条食物链会交织成网而形成复杂的营养结构,称为食物网(图26-1)。一个生态系统的物种越多,消费者的食性越杂,食物网就越复杂。

二、生态系统中的初级生产和次级生产

(一)初级生产

1. 初级生产的几个基本概念 生态系统中的能量流动开始于绿色植物的光合作用对于太阳能的固定。因为这是生态系统中第一次能量固定,所以植物光合作用所固定的太阳能或所制造的有机物质称为初级生产量或第一性生产量。

在某一食物链中的一个营养级生物,单位时间内的总同化量称为生产量。在初级生产过程中,单位时

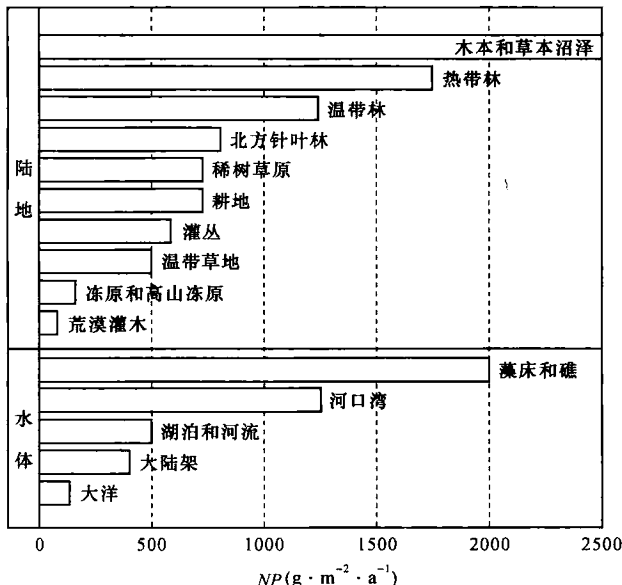
间和单位面积的植物的生产量称为总初级生产量，在这期间植物自己用于呼吸消耗掉的一部分生产量称为呼吸量，剩下的用于植物生长和生殖的那部分生产量称为净初级生产量，净初级生产量是消费者和分解者所需能量的唯一来源。即：

总初级生产量(GP) = 呼吸量(R) + 净初生产量(NP)

生产量通常用每年每平方米所同化的有机物干重或固定的能量值表示，因此，生产量有速率的含义。所以初级生产量也可称为初级生产力。

某生态系统中植物的净初级生产量，有一部分以枯枝落叶的形式被分解者利用，还有一部分被消费者食用，剩下的那部分就是植物的生物量。生物量是指在某一定时刻调查单位面积或体积上积存的有机物质或能量，单位是 g(干重)/m^2 或 m^3，J/m^2 或 m^3。

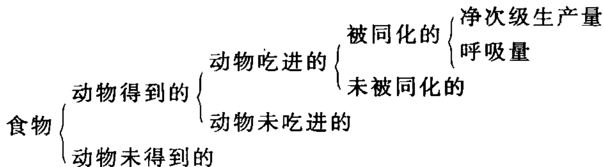
2. 地球上初级生产力的分布　按 Whittaker(1975)估计，全球陆地净初级生产总量为年产 115×10^9 吨干物质，海洋的为 55×10^9 吨干物质。海洋约占地球表面的 2/3，但净初级生产量只占 1/3。地球上各种生态系统净初级生产力有很大的不同(图 26-2)。



26-2　地球上各种生态系统净初级生产力(仿 Ricklefs，2001)

(二)次级生产

各种异养型生物的生产量都称为次级生产量或第二性生产量。次级生产的一般过程可以概括如下：



在海洋生态系统中，植食动物利用藻类(主要是单细胞藻类)的效率相当于陆地动物利用植物(主要是纤维素含量极高的高等植物)效率的五倍。因此，虽然海洋的初级生产量只有陆地初级生产量的一半，但是海洋的次级生产量却相当于陆地次级生产量的三倍多。

第四节　生态系统的功能

生态系统无论是生物圈还是池塘生态系统，都同时具有能量流动、物质循环和信息传递等三个方面的功能。

一、生态系统的能量流动

生态系统的能量流动遵循热力学第一定律和第二定律。

(一)能量流动和营养水平

生态系统中能量的最终来源是太阳的辐射能。绿色植物和各种藻类利用日光进行光合作用,每年为地球生产约 1700 亿吨有机物。这就是地球上初级生产者的年总生产量。以此为起点,生物界就开始了能量按照食物链顺序的流转,即能流。在能流过程中,各类物种所处的地位称为营养水平。吸收日光能的绿色植物,即生产者,位于第一级营养水平。它们所含的有机物质占生物界全部有机物质的 99%,而所有消费者的有机物质只有 1%。草食动物位于第二级营养水平。以草食动物为食的肉食动物属第三级营养水平,等等。

营养水平实际上说明了食物链各环节所处的地位。营养水平的数目或食物链的环节是有限制的,通常不过是 4~5 个。这取决于生态系统的能量流动规律,即从低一级的营养水平转入高一级的营养水平,要失去很多的能量。因为每一级营养水平获得的能量,很大一部分要用于自身的生命活动,如捕食、运动、消化、吸收、择偶等,只有一小部分转化为自身生物量的增加。

综上所述,能量的流动可归纳为图 26-3。

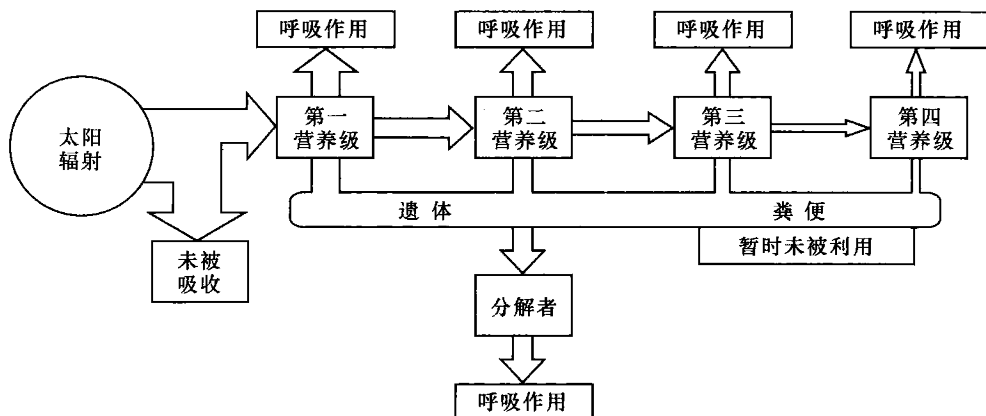


图 26-3 能量流动的基本模式

从图 26-3 可知,这个生态系统的能量输入只有太阳的辐射能,而能量的输出则有三个途径:未被吸收同化的太阳辐射能,各生物个体呼吸释放的能量,暂时未被利用甚至被输出的有机物能量。原始森林生态系统就属于这种能量流动方式的生态系统。像这种以太阳辐射能输入为唯一途径的生态系统称为自养型生态系统。

城市生态系统的能量输入有两个途径:太阳辐射能和有机物能量,并且以有机物能量为主,这种生态系统称为异养型生态系统。

(二)能量流动的规律

在生态系统中,能的传递是单向的,并且是逐级递减的,传递效率为 10%~20%。如果不足 10%或超过 20%,生态系统的结构都是不稳定的;如果不足 10%,生态系统就会发展到 10%以上,长期超过 20%,就会导致生态破坏。

在生态系统中,能的传递是单向的,它最终被各营养级生物的个体转化为以热能为主的各种形式的能而散失,所以能的传递称为能流而不称为能的循环。从能的传递规律来看,生物群落是一个耗散结构。每一种生物在群落中都有它特定的生态位,居于不同生态位的种群相互作用、相互依存,形成在垂直分布、水平分布以及时间分布上都是高度有序的整体,所有这一切都是靠源源不断输入的太阳能或现成有机物的化学能来维持的。

一般说来,从绿色植物流入草食动物的能量只有绿色植物生产量的 10%左右,从草食动物流入肉食动物的能量也只有草食动物生产量的 10%左右。总之,营养水平每上升一级所传递的能量往往只有原来营

养水平的10%。当然，能量传递效率不一定就是10%，在不同生态系统和不同的食物链上能量传递效率是很可能不一样的，但一般不超出10%～20%。

(三)能量流动的生态效率

生态系统的食物链中，下一营养级与上一营养级的能量各参数的比值就称为生态效率，又称为林德曼效率。有关能量传递和转化的生态效率又可以分为以下三类效率。

利用效率是指一个营养级对前一个营养级的相对摄取量，就植物来说就是被绿色植物吸收的光能与总光能量的比值。同化效率就是生物对能量的固定效率，就植物来说就是吸收的光能中有多少被同化了，对于动物来说就是摄取的食物总能量中有多少被同化了。生长效率是指同一个营养级的净生产量与同化量的比值。生态效率＝利用效率×同化效率×生长效率。

(四)生态金字塔

能量沿食物链逐渐递减，生物量自然也是递减的。把这种递减的趋势画成底层很宽，越往上越窄的锥体形，称为生态金字塔。生态金字塔可分为能量金字塔、生物量金字塔和生物数金字塔三种(图26-4、5、6)。

图26-4是一个假设的淡水生态系统的能量金字塔，其中第一个营养水平，即生产者(藻类等)的净生产量为37656kJ/(m^2·a)。第二个营养水平，即草食动物的净生产量只有5857.6 kJ/(m^2·a)。第三个营养水平，即一级肉食动物的净生产量只有878.64 kJ/(m^2·a)。到了第四营养水平，即二级肉食动物的净生产量只剩62.76 kJ/(m^2·a)。二级肉食动物的这些净生产量也许就难以维持第五营养级生物种群的生存，因此这个生态系统就不会存在第五营养级生物了。

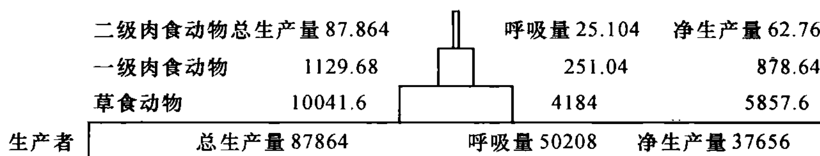


图26-4　一个淡水生态系统的能量金字塔

能流单位：kJ/(m^2·a)

有的生态系统第一营养级生物的个体很大而少。例如，在一个森林生态系统中，一棵大树可以供养多个昆虫等第二营养级生物的生存和繁殖，生物数金字塔也就变成为倒置的形状了(图26-5B)。这种倒置情况有时在生物量金字塔中也可能出现。例如，在海洋生态系统中，生产者浮游植物的生物量在调查的时刻常常小于浮游动物(图26-6B)，这是因为浮游植物体小，生物量小，但繁殖非常快。它们一方面被浮游动物不断吞食，同时又不断产生新的个体补充，因而生物量虽小，但由于繁殖力强，初级生产量大，能够供大量浮游动物的食用，所以金字塔成倒置形了。实际上，如果调查一年中总的能量转移，就可看出生产者的总能量是高于消费者浮游动物的。

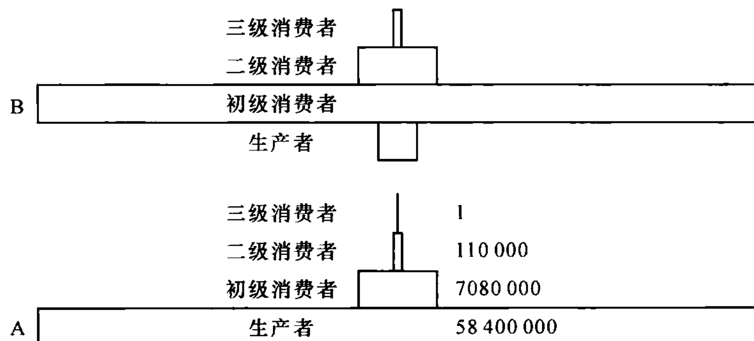


图26-5　生物数金字塔

A. 草原生态系统，生物数逐级减少　B. 森林中一棵大树可供养大量草食动物

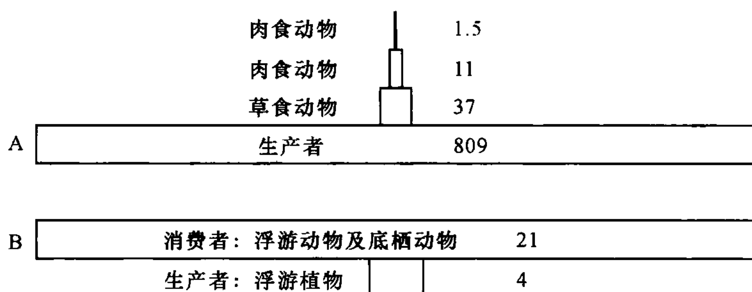


图 26-6 生物量锥体

A. 野地 B. 英吉利海峡，注意浮游植物总比浮游动物少，实际上生产量比浮游动物大

生态金字塔形象地说明，最高营养水平总是小的，正和塔尖一样，其上不可能有更高的营养水平了。像虎、狮、鹰等肉食动物，它们体大，但数目不多，它们需要大量的生产者供食，因此，它们的种群总是小的，它们从来不是密集的，而是在广阔的山林、旷野徘徊，以获取它们必需的食物。在它们的上面不可能再有更高的营养水平了，因为它们供养不起。

二、物质循环

这里的“物质”是指生物生命活动所需要的各种化学元素，如碳、氢、氧、氮、磷、硫、钾、钙、镁等。这些元素只有在生物圈的范围内通过食物链和食物网才能被反复利用和循环，也因此称为生物地球化学循环。它包括三种类型的循环：水循环、气体循环和沉淀循环。以下用几个自然界物质循环的例子说明这三种循环。至于局部范围内的生态系统，如森林生态系统、草原生态系统或农田生态系统只存在部分物质的循环。

（一）水循环

水的循环是自然循环中最重要的一个（图 26-7），可以说没有它就没有生态系统的一切活动。地球表面的 3/4 以上为水所占据。水以液体、固体和气体（水蒸气）三种形式存在。最多的是液态水，约占水总量的 98%。固态水（南北极的冰）、气态水（空气中的水蒸气）和土壤中以及生物体内的水共占 2%。水的循环主要依靠日光照射到海洋、湖泊、河流等水体，水汽化为水蒸气而进入大气中。此外，植物的蒸腾作用以及各种生物的呼吸，以及汗腺分泌等，都有水蒸气产生，但这些水蒸气比起面积最大的海洋所提供的水蒸气来，微不足道。水蒸气在大气中随气流而上升，遇冷则凝成雨、雪、冰雹而降落。由于海洋面积最大，因而大部分落入海洋，约 77%；小部分落入湖泊、河流等淡水水体和陆地土壤中，约 23%。落到淡水水体中的那一部分最终仍随水流进入海洋，落到陆地土壤中的水，除供给植物及其他生物之用外，一部分重新蒸发，另一部分渗入地下而成地下水，再缓慢流回海洋。植物从土壤中吸收的水分，大部分通过蒸腾作用而返回大气中去。但动物总的失水量远不如植物多。

（二）气体循环

碳、氧、氮的循环均为气体循环。

1. 碳的循环（图 26-8） 大气含碳 0.03%～0.04%，自养型生物通过光合作用或化能合成作用把大气中的 CO_2 同化为各种有机物质。据估计，全球绿色植物每年的光合产量含有碳素约 750 亿吨。这些有机物质供绿色植物生长、繁殖及呼吸之用。动物则直接或间接从植物中获得碳素。动、植物的呼吸作用向空气放还 CO_2，但是它们呼吸放出的 CO_2 远远不足以补偿绿色植物光合作用所摄取的 CO_2。因为动、植物的生长和繁殖已将大量的碳素制成了它们身体的细胞成分和它们身体内储藏的有机物（如脂类、淀粉）了。所以动、植物死亡后，尸体被分解者分解释放出 CO_2，是碳循环中十分重要的步骤，这些 CO_2 进入大气中才使大气中 CO_2 的支出得到有效的补偿。

植物死后如果长期压在地下，而未被分解者所分解，就可能通过一系列化学变化而成了泥炭，或进一步成了煤、石油、天然气等。约 3 亿年以前的石炭纪地层中的煤层就是这样产生的。这些地下能源是老早以前植物从大气中吸取 CO_2 而储存下来的。

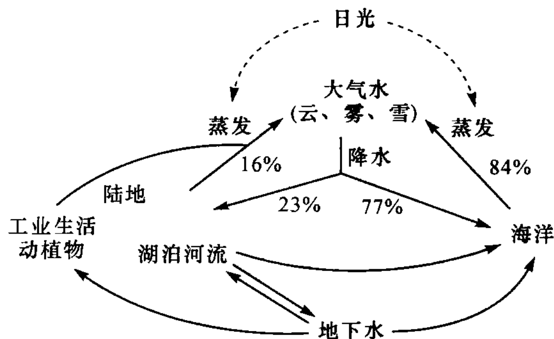


图 26-7　水的循环

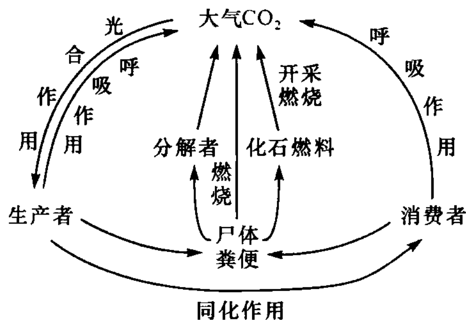


图 26-8　自然界碳的循环

2. 氮的循环　空气中79%是氮。氮是一种惰性较强的气体，不能直接为绝大多数生物所利用。如图26-9所示。

(1)大气中氮气的固定　包括生物固氮、闪电等电离固氮和工业固氮三种途径。

根瘤菌、圆褐固氮菌及蓝藻等原核固氮生物能将氮气固定并还原成氨态氮，氨态氮能被硝化细菌氧化成硝态氮。闪电等自然电离现象可将大气中的氮气氧化成为硝酸盐，经由雨水进入土壤中。人类可以用工业方法将氮气固定为氨态氮或硝态氮。

(2)生物群落中的氮素转移　植物只能吸收氨态氮和硝态氮并用于合成氨基酸、蛋白质等含氮有机物。动物等消费者直接或间接以植物为食，摄取植物的含氮有机物(如蛋白质)，经消化吸收后同化成消费者体内自身的含氮有机物。其中，体内的一部分含氮有机物(如蛋白质)分解成含氮的废物(氨、尿素、尿酸等)排到土壤或水中。动物粪便和动植物遗体中的蛋白质、核酸等含氮化合物被腐生生物分解成氨态氮或硝态氮；也可能被燃烧成为硝态氮。腐生性微生物将有机态氮分解成氨态氮的过程称为氨化作用。

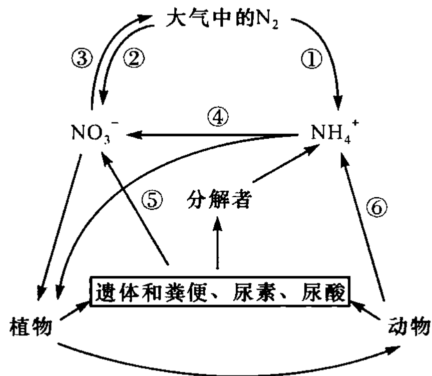


图 26-9　自然界中氮的循环

①生物固氮或工业固氮　②电离固氮或工业固氮　③反硝化细菌的反硝化作用　④硝化细菌的消化作用　⑤燃烧　⑥动物代谢

(3)反硝化作用释放氮气　土壤中的氨态氮或硝态氮有的被植物吸收利用；有的氨态氮由硝化细菌氧化成硝态氮；硝态氮有的暂时沉积在土壤中，有的被反硝化细菌通过反硝化作用，以氮气的形式返回大气中去。反硝化细菌(如假单孢杆菌属)在缺氧条件下，在氧化细胞内葡萄糖等有机物时可把 NO_3^- 或 NO_2^- 作为电子的最终受体。大多数种类的反硝化细菌只能把 NO_3^- 被还原成 NO_2^-，另一些种类的反硝化细菌把 NO_2^- 还原成 N_2。

在自然生态系统中，氮的输入和输出是平衡的。但是，由于人的干预，往往打破这种平衡。盲目开发草原，砍伐森林，造成水土流失，因此土壤含氮量下降而贫瘠；加上大量氮肥的施用，使过多的氮素流入水体而造成富营养化。

3. 硫的循环　大气中的 SO_2 主要有三个来源：化石燃料的燃烧、火山爆发和微生物的分解作用。在自然状态下，大气中的 SO_2，一部分被绿色植物直接吸收；一部分则与大气中的水结合形成硫酸，并随降水落入土壤或水体中，以硫酸根的形式被植物的根系所吸收，进而同化成为蛋白质等有机硫，继而被各级消费者所利用。动植物的遗体被微生物分解后，又能将硫元素以 SO_2 的形式释放到土壤或大气中，这样形成一个完整的循环回路(图26-10)。但目前煤、石油等化石燃料的开采和大量燃烧，在短时间内有大量的 SO_2 排放到环境中，这远远超出了生物圈的自动净化能力，因而造成了严重的环境污染，并使许多地区出现酸雨，危及生物的生存，也腐蚀建筑物和金属材料等。

(三)沉淀循环

钙、钾、钠、镁、磷等盐类的循环均属于沉淀循环。下面以钙的循环(图26-11)为例加以说明。

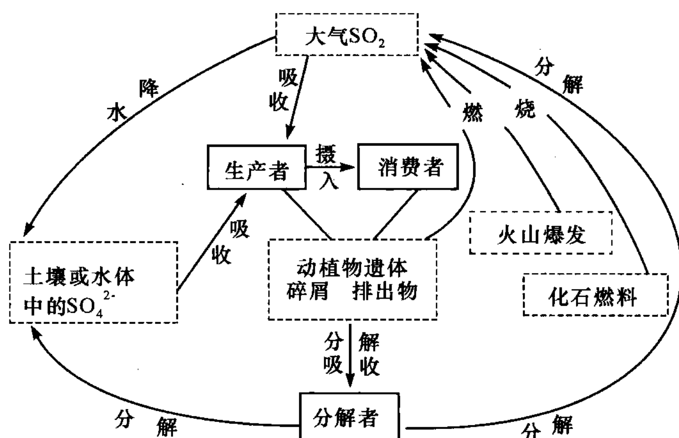


图 26-10　自然界硫的循环

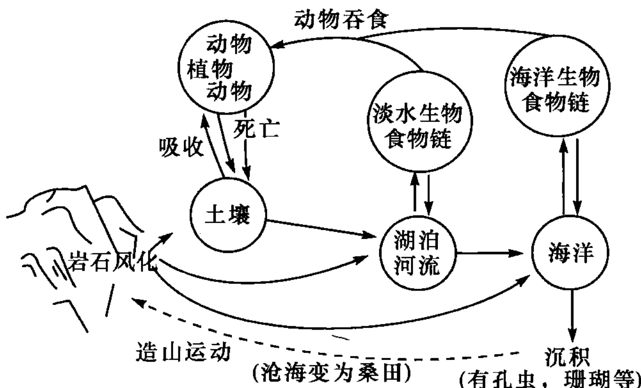


图 26-11　自然界钙的循环

沉积岩中的钙由于风化和水的溶蚀而从岩石中释放出来。这些物质或溶于水中，或以灰尘的形式进入土壤或海洋中。

土壤中的钙离子被植物所吸收，成为植物的生命物质。植物被动物所取食，钙离子又成了动物的生命物质。动植物尸体的分解，把钙又归还到土壤内。但由于地面上的水流，一部分钙盐被带入海洋，形成海洋沉积物。海水中的钙盐，可进入海洋生物的食物链，沿着海中的生产者、消费者及分解者进行再循环，也可为海洋动物如有孔虫、珊瑚、有壳的甲壳类等所吸收，沉积于骨骼之中。这些生物死亡后，沉入海底，少部分分解而溶于水中，大部分在分解者还来不及将它们分解之前就被淤泥和沙所覆盖，而一旦落入海底沉积层，就会在那里停留很长时间，几百万年，甚至更长。除非海洋平面再度变迁而运出。

曾被海水淹没的地区再变为大陆(陆地上升与造山运动)而进入陆地生态系统，沉积的钙才能重新进入循环。此外，鱼、海藻和其他海洋生物是人类和海鸟的食物，它们被陆地生物和人所食，它们体内的钙也就进入了陆地生态系统。

从物质循环，特别是从碳、氮等生物体中大量元素的循环中，我们可进一步看到生物的生产者、消费者和分解者三大功能类群的作用和相互关系。在一个自我维持的生态系统中至少要有生产者和分解者这两个功能成分。从理论上讲，一个生态系统有了能吸收外界能量的生产者和能使自养生物死亡后腐烂和再循环的分解者就可以组成一个两环的生态系统。否则，物质循环被阻断，生命就不能延续下去。在两环的基础上加进消费者成为三环生态系统，食物网就变得更复杂、更丰富多彩，而能量的利用效率也更高了。

(四)生物积累、生物富集和生物放大

20 世纪 70 年代末，南京大学丁树荣教授等人对这三个术语概念进行了原则的区分和界定，并在 1983 年出版的《中国大百科全书·环境科学》卷中分别进行了以下的阐述：

生物积累：生物个体在其整个代谢活跃期内都在通过吸收、吸附、吞食等各种过程，从周围环境中蓄积某种元素或难分解化合物，以致随着生物生长发育，浓缩系数不断增大的现象。浓缩系数是指生物体内该物质的浓度同它所生存的环境中的该物质浓度的比值，又称生物积累率、富集系数等。生物积累强调的是同一生物个体在不同生长发育阶段机体内某有害物浓度在不断地增加。

生物浓缩(或生物富集)：生物机体或处于同一营养级上的许多生物种群，从周围环境中蓄积某种元素或难分解化合物，使生物机体内该物质的浓度超过环境中的浓度的现象。生物浓缩强调的是生物机体内某

有害物浓度高于环境中的浓度。

生物放大：在生态系统的同一食物链上，由于高营养级生物以低营养级生物为食物，某些元素或难分解化合物在其机体中的浓度随着营养级的提高而逐步增大的现象。

可见，生物积累、生物浓缩和生物放大三个概念，既有联系，又有区别。能被生物积累、富集和放大的物质必需具备的特点是：易被生物吸收、吸附或吞食，但不易被分解又难排出。如有机氯农药和各种重金属盐，这类物质通过生物积累，可以得到生物富集，通过同一条食物链的各营养级生物的逐级富集作用，最终实现生物放大。

三、信息传递

通常人们将可以传播的消息、情报、指令、数据与信号等称作信息。信息的传递在自然界中不仅存在于人与人之间，种内个体之间，也存在于种间个体之间，还存在于生物与非生物环境之间，因此说生态系统中的信息传递广泛存在，并且也多种多样，与能流、物流一起把生态系统各部分联系、协调成为一个有机的生命体系，并具有促进体系发展和调节体系稳定性的作用。依据信息的传递方式，一般可以划分为物理信息、化学信息、行为信息和营养信息四种类型。

1.物理信息　像光、声、热、湿、电、磁、压、触、重力等，通过物理过程传递的信息，称为物理信息。这些信息的信源既可以是生物，也可能是非生物。直接产生信息的叫初级信源，如太阳和通电时的电灯，它们能发光。在白天我们能看见的一棵植物，这棵植物体属于次级信源，它不能发光，但能反射出光来以向周围传递信息。日照长短可影响植物花芽的分化，单侧光能让植物向光性生长等。重力能让植物根向地性生长。

2.化学信息　生物个体自身产生的、有向其他生物个体传递信息作用的化学物质，称为化学信息。可区分为种内信息和种间信息之分。如雌性成虫体表分泌的性外激素、性抑制外激素等有种内信息的作用，一些植物花瓣散放的芳香类物质有种间信息的作用。种间信息主要是生物的一些次生代谢产物如生物碱、苷类、芳香类物质等。动物的嗅觉、味觉是典型的化学信息感受过程。

3.行为信息　动物通过一定的行为可以向同种个体或异种个体传递信息，这种行为称为行为信息。如雄鸟的求偶行为、蜜蜂的跳舞；人与人之间的语言交流，包括通过声音、手势、脸部表情等的交流，这些都属于行为信息，是通过动物的运动器官来完成的。行为信息的传递实际上是借助于物理的或化学的途径来传递的，行为信息是通过变化来体现特殊意义的物理信息或化学信息；而物理信息和化学信息是不体现变化所代表的意义的。

4.营养信息　一块牧草茂密的草原会引来很多的羊、牛等食草动物，相继就会有更多的狼；当这草场不能满足这些牛群和羊群的需要时，就会有一些食草动物迁走以寻找新的草场，或饿死，同样也会有些狼随之而迁或饿死。可以说，草原上的牧草的种群密度能反映狼的种群密度，没有牧草的地方是不会有狼群的。可见，食物链、食物网是营养信息流的渠道，营养信息的传递实际上也是通过物理的或化学的途径来传递的。

第五节　生态系统的平衡和稳定性

一、生态平衡

(一)生态平衡的概念

生态平衡就是生态系统的结构和功能的相对稳定状态，其物质和能量的输入和输出达到动态平衡。生态平衡在外来干扰下能通过自我调节(或人为控制)恢复到原初的稳定状态。当外来干扰超越生态系统的自我调控能力而不能恢复到原初状态时，称为生态失调或生态平衡的破坏。维护生态平衡不只是保持其原初稳定状态，生态系统可以在人为有益的影响下建立新的平衡，达到更合理的结构、更高效的功能和更好的生态效益。

(二)生态平衡的几个特点

1.生态系统经过由简单到复杂的长期演替，最后形成相对稳定的状态。发展至此，其物种在种类和数量上保持相对稳定；能量的输入、输出达到动态平衡，即系统中的能量流动和物质循环能较长时间保持平衡

状态。

2.生态系统内部具有一定的自动调节能力。这种调节能力的强弱主要由生物的数量和物种的丰富程度决定。生物的数量越多、物种越丰富，食物链就越多，食物网也就越复杂，自动调节能力也就越强。此外，与环境中某些非生物过程也有一定的关系，如河流受到轻微的污染时，能通过物理沉降和化学分解等而得到恢复。

3.生态平衡是动态的。在生物进化和群落演替过程中就包含不断打破旧的平衡，建立新的平衡的过程。人类应从自然界中受到启示，不要消极地看待生态平衡，而是发挥主观能动性，去维护适合人类需要的生态平衡（如建立自然保护区），或打破不符合自身要求的旧平衡，建立新平衡（如把沙漠改造成绿洲），使生态系统的结构更合理，功能更完善，效益更高。

4.生态平衡包括生态系统两个方面的稳定。一方面是生物种类的组成和数量比例相对稳定；另一方面是非生物环境（包括空气、阳光、水、土壤等）保持相对稳定。

（三）生态平衡的破坏

生态系统一旦失去平衡，会发生非常严重的连锁性后果。例如，20 世纪 50 年代，我国曾发起把麻雀作为“四害”来消灭的运动。可是在大量捕杀了麻雀之后的几年里，却出现了严重的虫灾，使农业生产受到巨大的损失。后来科学家们发现，麻雀是吃害虫的好手。生态系统的平衡往往是大自然经过了很长时间才建立起来的动态平衡。一旦受到破坏，有些平衡就无法重建了，带来的恶果可能是人的努力无法弥补的。因此人类要尊重生态平衡，帮助维护这个平衡，而绝不要轻易去破坏它。

二、生态系统的稳定性

生态系统中的生物有出生和死亡，迁入和迁出；无机环境也在不断变化，因此，生态系统总是在发展变化的。生态系统所具有的保持或恢复自身结构和功能相对稳定的能力，叫做生态系统的稳定性。例如，当气候干旱时，森林中的动植物种类和数量一般不会有太大的变化，这说明森林生态系统具有抵抗气候变化、保持自身相对稳定的能力。生态系统的稳定性包括抵抗力稳定性和恢复力稳定性等方面。

（一）抵抗力稳定性

抵抗力稳定性是指生态系统抵抗外界干扰并使自身的结构和功能保持原状的能力。比如前面讲到的森林生态系统对气候变化的抵抗能力，就属于抵抗力稳定性。生态系统之所以具有抵抗力稳定性，是因为生态系统内部具有一定的自动调节能力。例如，河流受到轻微的污染时，能通过物理沉降、化学分解和微生物的分解，很快消除污染，河流中生物的种类和数量不会受到明显的影响。再比如在森林中，当害虫数量增加时，食虫鸟类由于食物丰富，数量也会增多，这样害虫种群的增长就会受到抑制。这些只是用来说明生态系统具有自动调节能力的简化例子，自然界的实际情况要比这复杂得多。

（二）恢复力稳定性

恢复力稳定性是指生态系统在遭到外界干扰因素的破坏以后恢复到原状的能力。河流被严重污染后，导致水生生物大量死亡，使河流生态系统的结构和功能遭到破坏。如果停止污染物的排放，河流生态系统通过自身的净化作用，还会恢复到接近原来的状态。这说明河流生态系统具有恢复自身相对稳定状态的能力。再比如，一片草地上发生火灾后，第二年就又长出茂密的草本植物，动物的种类和数量也能很快恢复。但是，一个生态系统的自动调节能力无论多么强，也总有一定的限度，如果外来干扰超过了这个限度，生态系统的相对稳定状态就会遭到破坏。

对一个生态系统来说，抵抗力稳定性与恢复力稳定性之间往往存在着相反的关系。抵抗力稳定性较高的生态系统，恢复力稳定性就较低，反之亦然。例如，森林生态系统的抵抗力稳定性比草原生态系统的高；但是，它的恢复力稳定性要比草原生态系统低得多。热带雨林一旦遭到严重破坏（如乱砍滥伐），要想再恢复原状就非常困难了。但也有抵抗力稳定性和恢复力稳定性都很差的生态系统，如北极苔原生态系统中，动植物种类稀少，生产者主要是地衣，而地衣对环境变化非常敏感，很容易被破坏，它的生长又非常慢；因此，这种生态系统既容易被破坏，又难以恢复原貌。

（三）生态系统稳定性的保护

人类的活动正在改变着自然界中各种生态系统的稳定性，导致出现了全球性的环境危机，如酸雨、温室

效应等。人类在发展经济的同时，应当针对各种生态系统的稳定性特点，采取相应的保护对策，保护各种生态系统的相对稳定，这样才能使人与自然协调发展，才能避免自毁家园的恶运。例如，草原生态系统的抵抗力稳定性较低，在草原上适当栽种防护林，可以有效地防止风沙的侵蚀，提高草原生态系统的稳定性。再比如避免对森林过量砍伐，控制污染物的排放等等，都是保护生态系统稳定性的有效措施。

由上述可见，生态平衡是生态系统处于稳定状态的表现形式，生态系统的稳定性则体现了生态系统维持或恢复稳定状态的能力。生态系统的抵抗力稳定性越大，该生态系统也就越容易维持平衡状态；生态系统的恢复力稳定性越大，该生态系统也就越容易从失衡状态恢复到平衡状态。

第六节 生物圈及其生态系统的类型

一、生物圈的概念

地球上所有的生物及其赖以生存的非生物环境共同组成了生物圈。生物圈是地球上最大的生态系统。

地球大概是在45亿年前形成的。最早的生命大概是在距今38亿年前出现的。在生命出现之前，地球是寂静的，地球只是由岩石圈、水圈和大气圈所构成的。后来生物出现了，生物逐渐发展而占据了岩石圈表层、水圈全部和大气圈下部而形成了生物圈。生物在生物圈中利用日光、水、空气和无机盐类而生活繁衍，经历了亿万年漫长岁月的自然选择，终于形成了现在绚丽的生物界。

地球上的生物已知的约有200多万种，如果算上历史上已经绝灭的生物(估计至少有1500万种)，那就至少有1700万种了。但是它们对环境的要求是严格的，大树最高也不过100m，鸟类飞翔最高也不过2000m。虽然在4000m深的海底仍有细菌等生物，但大多海洋生物则是聚集在150m深度以内的。在陆地上，一些深达2000m的地下石油矿床中曾找到过细菌，但一般说来，生物只局限在50m以内的土层中，由此可见，生物圈占有的空间不多，只是一个包括岩石圈(含土壤在内)、水圈和大气圈的一个狭长地带。图26-12是生物圈的一个垂直剖面图解，能直观体现生物圈在深度和厚度方面的巨大变化。

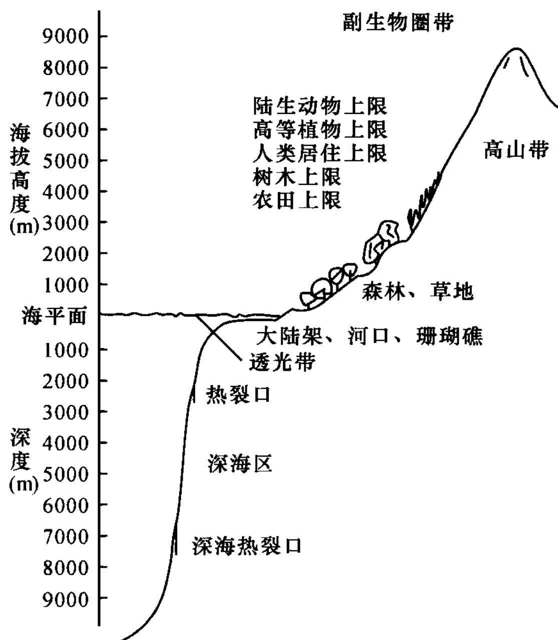


图26-12 生物圈的垂直剖面图解
(副生物圈带中的主要生命形式是细菌和真菌孢子，光合作用主要发生在水环境中的强光带)

日光是生物圈的能源。日光的照射，加上地球的自转和公转，使生物圈的环境中出现了风、雨、潮汐、水流等多种运动，也使生物圈的不同地区具有不同的气候条件。因此，生命长期发展的结果是，不同地区出现了多种不同的生物群落。然而，地理和气候条件相似的环境无论相距多远，都有相似的生物群落。例如，不同地区的沙漠，生物种类虽然并不相同，但是由于趋同进化，它们在形态上，特别是在适应性特征上都很相似。所以，各地沙漠都属于同一种生物群落类型。我国云南西双版纳有热带雨林，印度、南美等地也有热带雨林，它们的地理和气候条件如温度、湿度等相似，生物种类也很相似，因此它们属于同一种群落类型，即热带雨林。

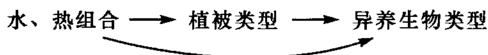
生物圈可分为陆地生态系统和水域生态系统。陆地生态系统中的各种区域性生态系统，由于植物类群是生物群落主要而且是有决定性作用的成分，所以根据植物类群的特点，陆地生态系统又可分为热带森林生态系统、温带森林生态系统、寒带针叶林和冻原生态系统、草原和热带稀树草原生态系统、灌丛和荒漠生态系统。水域生态系统可分为淡水生态系统和海洋生态系统。淡水生态系统也可再分为淡水湿地生态系

统、湖泊和池塘生态系统、溪流和河流生态系统。

二、生态系统分布的决定因素

（一）陆地生态系统分布的决定因素

地球本身的自转和公转，引起地球上气候在不同地域环境中的差异和规律性变化。土壤条件，尤其是气候条件成了一个地区植被类型和分布的决定因素。地球上植被分布的模式，基本上是由气候，特别是水、热组合状况决定的，每一种气候条件下都有它特有的植被类型。植被类型在很大程度上决定了异养型生物的类型和分布，当然异养型生物的分布也受气候和土壤条件的影响。即：



（二）水生生态系统分布的决定因素

海洋植物区系的地理分布也服从地带性规律。但是，水体的光照强度、氧气浓度和盐度是水生生态系统群落分布的决定因素，而不是水温。并且，寒冷的海域区系成分较为丰富，热带海洋中种属反而比较贫乏，这一点与陆地植物区系恰好相反。

阳光辐射进入水体，光强减弱比穿过大气层要快得多，并且光质的比例变化也更大。在可见光范围内，除紫光外，波长越长的光波穿过水层的能力越弱，因而直接影响各种植物在不同深度的分布和动物的活动。水的密度大，水生生物很多都是漂浮或者是在水中“悬空”游泳的，以获得充足的阳光，加上空气中氧气可溶于水中，因而在水体的表层往往含有较多的氧气。水体盐度决定了水体渗透压的大小，从而直接影响体液渗透压不同的各种水生生物的分布。水的比热高，因而水温变化比气温变化小，大的水体一般都能保持温度稳定，因而对生物影响不大。

三、陆地生态系统分布的基本规律

水和热既与纬度和经度有关，也与海拔高度、地形的南北坡及其坡度大小有关。因此陆地生态系统具有水平分布的基本规律，也存在垂直分布的基本规律。

（一）陆地生态系统水平分布的基本规律

地球表面的水、热条件等环境因素沿纬度或经度方向发生递变，从而引起植被的水平地带性分布。地球表面的纬度不同主要体现在因太阳辐射的强度不同而提供的热量有差异，因此形成了由南向北的不同气候带：热带、亚热带、温带、寒带等。植被分布因此就沿纬度方向而有规律地更替，这种分布格式，称为植被分布的纬向地带性。以水分条件为主导因素，引起植被分布由沿海向内陆发生更替，这种分布格式，称为经向地带性，这是由于海陆分布、大气环流和地形等综合作用，从沿海到内陆降水量逐渐减少的缘故。植被的纬向地带性和经向地带性共同形成了植被的水平地带性。因此，在同一热量带，自东到西的水分条件就有不同，植被分布也发生明显的经度间的差异。我国自东南沿海到西北的新疆，植被的变化是从森林植被、草原植被到荒漠植被。

如我国温带（北纬约42°）植被的经向地带性由东向西表现为：落叶阔叶林（湿润区）→森林草原带（半湿润区）→草原带（半干旱区）→半荒漠带、荒漠带（干旱区）→荒漠带（极端干旱区）。又如北半球自南向北表现纬向地带性，依次出现：热带雨林（热带）→常绿阔叶林（亚热带）→落叶阔叶林（温带）→针叶林（寒温带）→苔原（寒带）。

（二）陆地生态系统垂直分布的基本规律

从山麓到山顶，随着海拔的升高，年平均气温逐渐降低，生长期逐渐缩短。通常海拔高度每升高100m，气温下降0.5～0.6℃。在一定范围内，随着海拔的升高，降水量也逐渐增加（降水最初随高度的增加而增加，达到一定高度后，降水量又开始降低），风速增大，太阳辐射增强，土壤条件也发生变化。在这些因素的综合作用下，植被也随海拔的升高而发生改变，并通常表现为条带状更替。例如，长白山植被垂直带结构自下而上依次为：落叶阔叶林→针阔叶混交林→寒温性常绿针叶林→矮曲林→高山冻原。植被带大致与山坡等高线平行，并且具有一定的垂直厚（宽）度，称为植被垂直带性。

植被的水平地带性决定着垂直带性的分布，具体如图26-13所示。

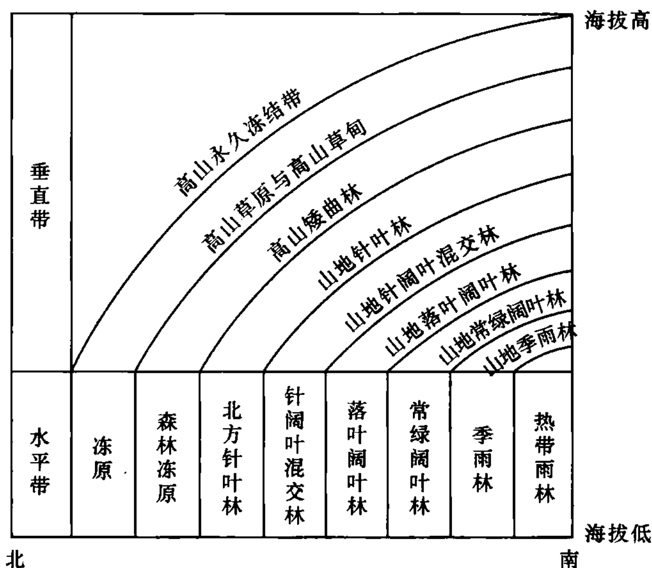


图 26-13 植被垂直带性与水平地带性的关系示意图

局部地形对植被的分布也有一定的影响，其中坡度和坡向是主要的因素。这是因为坡度大小影响南北坡的太阳入射角度和照射时间，因而有热量和湿度的差异。

四、陆地生态系统的群落类型

(一)热带雨林

一般认为热带雨林是指耐阴、喜雨、喜高温、结构层次不明显、层外植物丰富的乔木植物群落。热带雨林生态系统的特点是：高温多雨阳光充足，物种极为丰富且数量大，生态系统的结构特别复杂，抵抗力稳定性很强。

1.分布范围和气候特点　热带雨林主要分布于南纬 10°和北纬 10°之间的赤道气候带内。我国的热带雨林主要分布在台湾省南部、海南岛、云南南部河口和西双版纳地区。最大的热带雨林当属南美的亚马逊原始森林，其木材蕴藏量占世界总蕴藏量的 45%。

热带雨林在赤道气候带内并未形成一个连续的森林带，相反，它们会因降雨的差异和陆块的原因而被隔断，表现为不连续的分布。在雨林地区内全年高温多雨，阳光充足，无明显的季节区别。年平均温度 25～30℃，最冷月的平均温度也在 18℃以上，极端最高温度多数在 36℃以下。年降水量通常超过 2000mm，有的竟达 6000mm，全年雨量分配均匀，常年湿润，空气相对湿度 90% 以上。日照常在 12 小时以上。

2.植物类群的特点　植物种类丰富，每 $1km^2$ 的热带雨林中就可含有 1500 多种开花植物，其中大部分都是高大常绿乔木(约占 70%)；密度很大的雨林地区竟达到每平方米至少有一株树木。群落结构复杂，树冠不齐，分层不明显。藤本植物及附生植物极丰富，在阴暗的林下地表草本层并不茂密，多为阴生喜湿植物。在无叶的木质茎上开花结实现象很常见。寄生植物也很普遍。热带雨林的植物终年生长发育。

3.动物类群的特点　上述的植被特点给生活在雨林中的动物提供了常年丰富的食物和多种多样的栖息场所，因此热带雨林是地球上动物种类最丰富的地区。据报道，巴拿马附近的一个小岛上，面积不到 0.5 km^2，就有哺乳动物 58 种，但每种的个体数量少。这是长期进化过程中，生态位分化的结果，大多数热带雨林动物均为窄生态幅种类。热带雨林的生境对昆虫、两栖类、爬行类等变温动物特别适宜，它们在这里广泛发展，而且躯体庞大，某些昆虫的翅膀可长达 17～20cm，一种巨蛇身长达 9m。善于爬树或树栖的动物种类多，但善于奔跑的动物种类缺乏。

4.土壤特点　土壤腐殖质少而贫瘠。这是因为热带雨林由于高温多雨，微生物活动频繁，所以有机物分解快，物质循环迅速，可溶性矿物质易随水渗入土层深处或流失。植被一旦被破坏，极易造成水土流失，生态系统极难恢复。

（二）热带落叶林

这里是热带大陆性气候，有明显的雨季和旱季。最典型的热带落叶林是季雨林。东南亚地区，如印度、缅甸和我国南部都有分布。季雨林地区，雨季时枝叶繁茂，旱季时大多乔木落叶，但下层一些灌木则保持常绿。我国的季雨林常绿树较多，有时常绿树甚至超过落叶树，下层的植物很密，如竹、某些棕榈科植物等。

（三）稀树草原

又称萨瓦纳，分布于热带季节性干旱地区。土壤较为贫瘠。植物以草本为主，几乎都丛生；分布有稀疏的乔木和灌木。稀树草原的主要乔木为金合欢、柏林豆等，非洲萨瓦纳的动物有斑马、大羚羊、长颈鹿、猎豹以及鸵鸟等。由于降雨有季节性，因而动物有季节性迁徙的现象，种群数量也有明显的季节性变化。非洲和南美洲有很大的稀树草原，我国尚难确定。

（四）红树林

红树林是热带或亚热带沿海泥滩上主要由红树所组成的一种特殊群落。红树主要是红树科和马鞭草科的植物，这些植物都是常绿的灌木或小乔木，耐盐，以支持根固着于泥浆中，随时经受潮水的冲击，涨潮时几乎全部淹没，只留顶部树干部分。

（五）旱生林

旱生林分布于热带、亚热带比稀树草原更干旱的地区。占优势的植物是小而多刺的乔木或灌木，代表植物有金合欢和壳斗科的植物。肉质植物如仙人掌科和大戟科也很丰富。大多数植物在漫长的旱季无叶，在雨季十分繁茂。

（六）亚热带常绿阔叶林

1. 分布范围和气候特点　亚热带常绿阔叶林分布在亚热带地区的大陆东岸，如我国长江流域和日本、美国东南部、南美、大洋洲、非洲东南沿海地区等。全年有雨，湿润，平均温度约 15～18℃，全年温差大。

2. 植物类群的特点　植物以常绿乔木为主，同时也混有一些落叶的阔叶树和一些散在的松杉等针叶林。亚热带常绿阔叶林主要由樟科、山茶科和壳斗科的青冈、栲、石栎等为优势物种。林下苔藓植物很多。在阔叶林分布区域中还可能散在一些杉、松等组成的针叶林。

3. 动物类群的特点　动物种类丰富，昆虫、两栖类都很多。

我国的亚热带常绿阔叶林在西南、川滇山区尚有保留（原始森林），长江流域的亚热带常绿阔叶林则几乎破坏殆尽。

（七）荒　漠

荒漠分布很广，主要位于纬度 30°～40°之间，即亚热带和温带的干旱地区。生态条件极为严酷：空气干燥，高度缺雨，年降雨量 250 mm以下；由于空气缺少水分，昼夜温差很大（可达 30℃），夜间极冷，白天日照极热，7 月份平均气温达 40℃；多大风和尘暴，物理风化强烈，土壤贫瘠。

最大的沙漠是从非洲大西洋海岸一直延伸至阿拉伯地区的撒哈拉沙漠，现在还在继续向南延伸。我国的荒漠是中亚和东亚大荒漠的一部分，分布于西北各地，如新疆、内蒙古等地。

荒漠的显著特征是植被十分稀疏，而且种类非常贫乏，有时 $100m^2$ 中仅有 1 或 2 种植物。一年生植物大多在降雨时迅速生长，开花结实，完成生命周期而死亡。多年生植物很多有肥厚的茎、叶，以储存水分，如仙人掌等。大多植物气孔白天关闭，夜间张开，进行景天科酸代谢，这些特征都是使植物得以保存稀贵水分。此外，这些植物的根系发达，适于扎入沙土深处以吸收水分。

沙漠中的动物主要是爬行类、地下的小型鼠类、昆虫等。如欧亚大陆荒漠中多三趾跳鼠和沙鼠，以及非洲鸵鸟、鹰、隼、猫头鹰等鸟类；欧洲荒漠有袋鼠，南美荒漠有犰狳等。

（八）温带落叶阔叶林

温带落叶阔叶林又名夏绿林，是温带湿润海洋性气候地区的典型群落。这里四季分明，夏季炎热多雨，冬季寒冷，年降雨量 500～1000mm。植物资源非常丰富，乔木以阔叶落叶树为主，如山毛榉、栎树、槭树、悬铃木等等，也有的阔叶林是由杨树、柳树等小叶树组成的，此外还混杂有一些常绿针叶的裸子植物如赤松、油松等，还有温带水果树种如梨、苹果、桃、李、胡桃、柿枣等。乔木层之下有灌木层，再下为草本植物层。阔叶林中的动物种类很多，哺乳动物中有代表性的是鹿、獾、棕熊、野猪、狐狸、松鼠等，还有大量的鸟类和昆虫

等多种动物。这里的微生物分解较强，腐殖质较多，土壤较肥沃。

北美、西欧、中欧各国海洋气候地区都有夏绿林，中国、朝鲜和日本的夏绿林植物种类多，生态结构复杂，是很有代表性的夏绿林。我国的夏绿林主要分布在华北、东北沿海地区。

（九）温带草原

温带草原分布在温带大陆性气候地区，低温少雨，夏季温和，冬季寒冷，春季或晚夏有一明显的干旱期。温带草原植物以旱生的多年生草本植物为主，尤其是多年生禾本科植物占优势，其间也混生有较多的双子叶植物，如蒿、甘草、苜蓿以及一些菊科植物等，乔木很少。土壤肥沃富含腐殖质。草原动物区系很丰富，有哺乳类动物，如长颈鹿、高鼻羚羊、黄羊、野驴、骆驼、野牛、黄鼠等，还有众多的啮齿类和鸟类，以及丰富的土壤动物与微生物。

温带草原分布甚广，在欧亚大陆、蒙古、我国黄河中游、内蒙古和东北大兴安岭以西地带有大片温带草原。我国草原可以分为草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草原。

（十）北方针叶林（又称泰加林）

1. 气候特点　针叶林是指以针叶树为建群种所组成的各种森林群落的总称。这种群落几乎全部分布于北半球高纬度的温带到亚寒带地区，是寒带的地带性植被。气候特点表现为夏季温凉、冬季严寒，雨量较丰富。7 月平均气温 10～19℃，1 月平均气温为－20～－50℃，有厚层冻土。年降雨量 300～600mm，且多集中于夏季。

2. 植物群落特点　表现为结构十分简单，乔木层常为单一或两个常绿针叶树种，林下有一个灌木层，一个草本层和一个苔藓层。由于乔木层常只有单一或两个树种，所以每一个北方针叶林群落的外貌十分独特，易与其他森林相区别。

3. 动物群落特点　北方针叶林中的高等动物有驼鹿、猞猁、紫貂、雪兔、狼獾、林莺、松鸡等，以及大量的土壤动物（以小型节肢动物为主）和昆虫，但爬行动物很少。这些动物活动的季节性明显，有的种类冬季南迁，多数冬季休眠或休眠与贮食相结合。年际之间波动性很大，这与食物的多样性低而年际变动较大有关。

我国大兴安岭的森林即是北方针叶林，它和西伯利亚针叶林相连。大兴安岭的针叶林是典型的大陆型，没有沼泽化，并且掺有阔叶林的成分，主要树种为落叶松。小兴安岭的针叶林掺有更多的阔叶成分，主要树种为红松、落叶松、云杉等。甘肃、四川、青海、云南等省高山地区也有针叶林，主要乔木为各种云杉和冷杉，也掺有桦、槭、杨、柳等阔叶树成分。

4. 土壤特点　土壤表层有很厚的枯枝落叶，微生物分解较慢，腐殖质多，但由于大量雨水渗入土壤深处，使土壤层的可溶性矿物质含量贫乏。

（十一）苔　原

又称冻原，是寒带植被的代表。北方针叶林以北，北冰洋及北极圈以南，一个带状的环北极的严寒地区，都是苔原群落。这里气温低，可低到－70℃，终年冰冻，只有上层 10cm～20cm 厚的地面在夏季短期融化，之下是永冻层；并且一年有 6 个月不见太阳，所以生长季短，生长季仅 2～3 个月。降水次数多，空气湿度大，风大，云多。

植被没有特殊的科，通常为多年生常绿的灌木和草本，没有一年生，无乔木；地衣和苔藓很发达，在某些苔原地区可成为优势种，这也是“苔原”名称的由来。有些植物种类有突出适应苔原环境的特征，如花可随日光的推移而转动，这样可最大地摄取光能等；有的植物在雪下能够生长和开花。动物有各种耐寒昆虫、驯鹿、旅鼠、北极兔、北极熊、雪枭、雪鸟等，北美的麝牛也是苔原动物，几乎没有两栖类和爬行类动物，昆虫也很少。苔原群落地区的夏季短，但夏季白日很长，因而初级生产量很高，可以供鱼类和陆生动物等消费者之用，许多鸟类也在夏季到苔原繁殖。

以上生态系统的主要类型和特点归纳见表 26-1。

表 26-1 生态系统的主要类型和特点

类型	非生物环境及气候带		生物群落		
			植物群落	动物群落	微生物
热带雨林	热带	高温多雨阳光充足	高大常绿乔木为主、植物种类繁多、结构非常复杂	各种动物种类很多，尤其是哺乳类	种类繁多、分解能力强
热带落叶林		大陆性气候、雨季和旱季明显	有大量的落叶乔木和常青的灌木	动物种类和数量多	
稀树草原		季节性干旱	乔木和灌木稀疏，以草本植物为主	斑马、大羚羊、长颈鹿等动物，有季节性迁徙现象	
红树林	热带亚热带	沿海泥滩，含盐量高	以红树科和马鞭草科植物为主，耐盐	动物种类和数量较少	
旱生林		比稀树草原更干旱	小而多刺的乔木或灌木，如仙人掌很多		
亚热带常绿阔叶林	亚热带	雨量充沛，温暖但年温差大	常绿乔木为主	动物种类丰富，昆虫、两栖类都很多	
荒漠（沙漠）		高度缺雨，夜间极冷，白天极热；多大风尘暴	植被十分稀疏且种类非常贫乏，植物一年生或茎叶肥厚的多年生	主要是爬行类、地下的小型鼠类、昆虫等	
温带落叶阔叶林	温带	四季分明	植物资源非常丰富、乔木以阔叶落叶树为主	多种动物	
温带草原		夏温冬冷、少雨	以旱生多年生草本植物为主，尤其以多年生禾本科植物占优势	动物种类和数量较多，尤其是啮齿类等穴居的和善于奔跑的种类更多	土壤动物和微生物丰富
北方针叶林		夏凉冬寒，雨量中等，且多集中于夏季	常绿针叶乔木种类单一，垂直结构简单	多有迁徙、休眠或贮食的行为	土壤动物和昆虫多
苔原（冻原）	寒带	终年冰冻、日照时数很小、雨充沛，生长季短	多年生常绿的草本和灌木，无乔木；地衣、苔藓很发达并可能成为优势种	动物有各种耐寒昆虫、驯鹿、旅鼠、北极兔、北极熊、雪枭、雪鸟等	

五、水域生态系统的群落类型

（一）海洋生物群落

海洋与大陆相接的地方可分为两个地带（图 26-14）：一个是大陆架，是陆地人海而成的不甚陡的坡；一个是大陆坡，是大陆架继续向海延伸而成的陡坡。大陆架的海区是浅水区，大陆坡属于海洋区，海洋区自上而下可分为光亮带（200m 以内）、半深海带（200m～2000m）和深海带（2000m 以下）。

由于海水中生活条件的特殊，海洋中生物种类的成分与陆地成分迥然不同。就植物而言，陆地植物以种子植物占绝对优势，而海洋植物中却以孢子植物占优势。海洋中的孢子植物主要是各种藻类。由于水生环境的均一性，海洋植物的生态类型比较单纯，群落结构也比较简单。海洋生物大致可分为大洋种类和底生种类两大类。大洋种类包括被动漂浮和主动游泳两类。漂浮种类有浮游生物，包括藻类、原生动物、小的甲壳类如剑水蚤、小水母、箭虫以及多种动物的幼虫（如担轮幼虫、羽腕幼虫等）；海洋浮游生物中的蓝藻数量很大，是海洋中很重要的生产者。海洋中主动游泳的种类有鱼、虾等很多种类，不胜枚举。底生种类有海绵、珊瑚、海葵、各种蛤类、海星、海百合以及底生鱼类、细菌、真菌等。海洋生物群落可分为以下若干带。

1. 潮间带或沿岸带　即与陆地相接的地区，处于浅水区，陆地冲刷下来的物质首先集存于此，所以生物种类和数量丰富。虽然该带内的生物几乎都是海洋生物，但那里实际上是海陆之间的群落交错区，其特点是有周期性的潮汐。生活在潮间带的生物除要防止海浪冲击外，还要经受温度及水淹和暴露的急剧变化，发展出许多有趣的形态和生理适应。潮间带的底栖生物又因底质为沙质、岩石和淤泥分化为不同类型。

2. 浅海带或亚沿海带　包括从几米深到 200m 左右的大陆架范围，世界主要经济渔场几乎都位于大陆架和大陆架附近，这里具有丰富多样的鱼类。

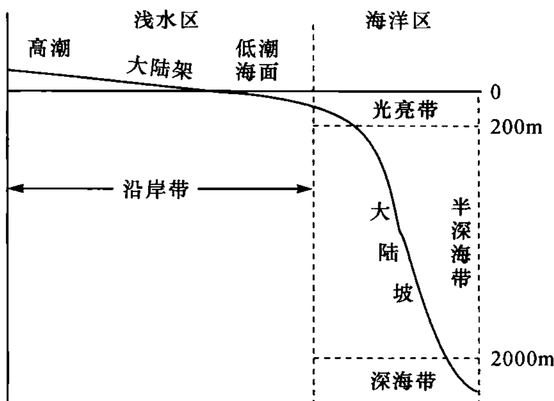


图 26-14　海的分区

3. 半深海带和深海带　处于浅海带以下沿大陆坡之上的区域为半深海带。海洋底部的大部分地区为深海带。深海带的环境比较稳定，无光，温度在 0～4℃左右，海水的化学组成也比较稳定，底土是软的和黏泥的，压力很大（水深每增 10m，压力即增加 101.325kPa）。食物条件苛刻，全靠上层的食物颗粒下沉。由于无光，深海动物视觉器官多退化，或者具发光的器官，也有的眼极大，位于长柄末端，对微弱的光有感觉能力。适应高压的特征如薄而透孔的皮肤，没有坚固骨骼和有力肌肉。

4. 大洋带　从沿岸带往开阔大洋，深至日光能透入的最深界限。大洋区面积很大，但水环境相当一致，唯有水温变化，尤其是暖流的分布。大洋缺乏动物隐蔽所，但动物保护色明显。

河口是河流入海处。此处淡水与盐水混合，盐度较海水低。红树林、珊瑚礁、马尾藻都生活在河口处。由于许多河口湾是人类海陆交通要地，受人类活动干扰甚深，也易于出现赤潮。同时，河口营养物质丰富，光照充足，浮游植物和底栖藻类、草本植物多样，是营养最高的养殖场。

（二）深海热泉口生态系统

1977 年，美国的一些研究人员在南美海底 2.5km 深处发现一个热泉口，这里的水温在 350℃以上。高温高压的热泉口附近竟有硫细菌和氢细菌等化能自养型的细菌及以此为生的其他生物；在热泉口的外周还有许多高等无脊椎动物如大海哈、环节动物、蟹、章鱼等。

热泉口生态系统很发人深省，也给人以启发：① 说明我们对生物多样性的了解还远远不够；② 光合作用固然重要，化能合成作用也不可轻视；③ 在海底高温高压的环境中，细菌竟能生存，热泉口稍外的部分，水温虽然下降，压力则不变，一些高等无脊椎动物竟能生存，这些都打破了我们对生物的常规了解，为什么在高温下蛋白质不变性？地球以外的环境中是否也可能存在生物？

（三）淡水生态系统

淡水环境可分为流水和静水两类。河流、溪流、山涧属于流水型，池塘、湖泊、水库属于静水型。

流水环境的山涧和溪流，水清澈，含氧量高，水底没有污泥，栖息在那里的生物多附生岩石表面或隐藏于石块之间，以防止被水冲走。如附生的藻、苔很多，动物大多附着或隐藏于石块之间，如涡虫、石蚕、石蝇的幼虫等。

静水群落，如湖泊可分为若干带(图 26-15)。

1. 沿岸带　阳光能穿透到底，常有有根植物生长，包括沉水植物、浮水植物和挺水植物等亚带，并逐渐过渡为陆生群落。

2. 湖沼带　有阳光透入，能有效地进行光合作用，有丰富的浮游植物，主要是硅藻、绿藻和蓝藻。

3. 深底带　无阳光，自养生物不能生存，消费者生物的食物依赖于沿岸带和湖沼带的有根植物，以及湖泊带的浮游植物。

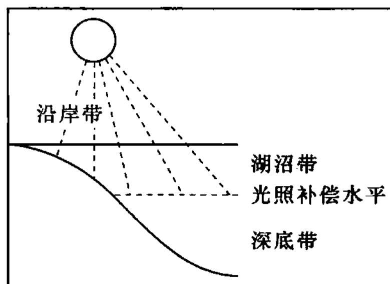


图 26-15　湖泊的三个主要带

温带的湖泊分为富养的和贫养的两类。富养湖一般水浅，有机物多；贫养湖一般水深，有机物少，生物群落稀疏。

第七节　人与环境

一、环境和环境质量

《中华人民共和国环境保护法》中对环境的定义是：环境是影响人类生存和发展的各种天然和经过人工改造的自然因素的总体，包括大气、水、海洋、土地、矿藏、森林、草原、野生生物、自然遗迹、人文遗迹、自然保护区、风景名胜区、城市和乡村等。

环境质量是指环境总体或环境要素受到污染的程度。它是根据人类具体要求而形成的一种对环境总体评价的概念。世界卫生组织将环境标准分为四个等级：

一级：规定值或规定值以下的浓度和时间，对环境无直接或间接影响。

二级：规定的浓度和时间，对环境易引起有害的作用。

三级：规定的浓度和时间，易引起人体生理机能的障碍和慢性疾病或缩短寿命。

四级：规定的浓度和时间，易引起多数人患急性疾病或死亡。

人类依赖环境和它的资源而生存、发展，同时，人类的活动又急剧地影响着环境。由于人类发展中过度地消耗资源和不断排放污染物，已形成了严重的环境问题。现在，日趋严重的全球性环境问题主要有：①全球性气候变暖，海平面上升。②人口迅速增长对生态环境骤增压力。③臭氧层耗损。④酸雨沉降范围扩大。⑤土壤沙漠化扩展，水土流失加剧，人均耕地面积下降。⑥森林资源的减少和破坏。⑦物种大量灭绝。⑧淡水资源短缺和污染，海水污染。⑨危险废物（包括放射性废物）扩散等。

二、全球人口动态

（一）世界人口动态、问题与对策

由于环境的容纳量和自然资源都是有限的，因此，人类人口如果无节制地增长，必将造成人口的灾难性后果。图 26-16 是全球近一千年来的人口增长趋势。

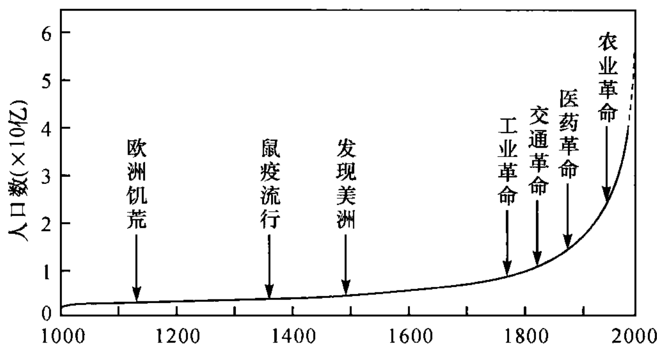


图 26-16　10～20 世纪人类人口的增长趋势

由于饥饿、流行性病害等因素的影响，16、17 世纪以前，全球人口增长非常缓慢。16 世纪全球人口年平均增长率为 5‰，目前世界人口正以每年约 1.3％的增长率增长。17 世纪前人口加倍经历了大约 1000 年的时间，但在最近 43 年内，世界人口总数就增加了一倍。世界人口基数在急剧地呈指数增长。但是，世界各地区人口的发展极不平衡，如图 26-17 所示。发达国家的人口似乎比较稳定，而发展中国家的人口数量仍在上升。

由于自然资源有限，人口急剧增长给生物圈带来了极大的冲击和压力，这一现象越来越被人们重视，所以，近几十年来有越来越多的国家开展了由政府支持的计划生育政策，有效地遏制了人口的增长。

（二）我国人口增长状况及其问题与对策

我国人口从 1849 年 4.13 亿至 1949 年只增加到 5.42 亿，而在 1949 年至 1986 年的 37 年内，人口几乎

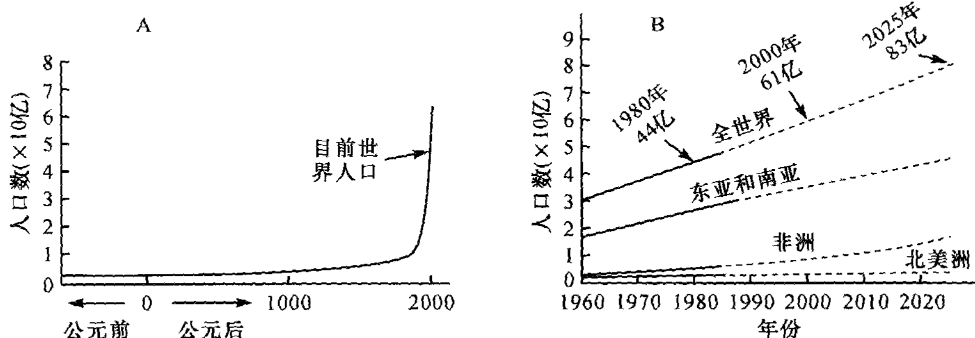


图 26-17　世界人口从 1960 到 2020 年的增长趋势

翻了一番。到 2005 年底，我国人口已达到 13 亿之多。人口的过快增长和规模过大给我国社会和经济带来了一系列的问题。① 表现在人口总量和增长速度落后于生活资料的增长。② 先进的生产力使劳动生产率大大提高，减少了所需劳动人员，加剧了提高劳动生产率和安排就业之间的矛盾。③ 增长的人口需要更多的土地资源，而我国土地资源有限。

我国政府根据国情和人口增长现状，制定了逐渐降低人口增长率的人口发展政策：提倡晚婚晚育，一对夫妻只生一个孩子等，以使我国人口自然增长率逐步降低为零。

(三)人口老龄化问题

人口老龄化是一个世界性问题。一般 60 岁以上人口占总人口比例达 10%或 65 岁及以上人口占总人口比例达 7%即为老年型人口。1950 年全球只有 15 个国家属于老年型人口，到 1982 年老年型人口国家超过 50 个。欧洲人口老龄化现象最为严重，发展中国家年龄虽然年轻，但老年人增长速度在加快。随着社会进步，经济发展，人口平均寿命的延长，人口出生率及死亡率的下降，必然会导致年龄结构的改变，出现人口老龄化问题。

我国人口老龄化问题正逐渐严重起来。2000 年第五次人口普查结果表明，我国人口老龄化进程加快。我国人口年龄结构在近十年发生了较大变化。0～14 岁人口所占比例，从 1990 年的 27.69%下降到 2000 年的 24.89%；同期，65 岁及以上人口从 5.57%上升到 6.96%。

人口老龄化对一个国家的经济、社会发展会产生深刻的影响：① 劳动力结构老龄化使劳动力质量降低。② 需要赡养的人口增加，加大国家财政和青壮年劳动力的负担。当然，人口老龄化作为人类社会进步的象征必然有其积极的内涵因素，如老龄化有利于延长智力产出期，有利于提高整个人口群知识水平。而且，随着人类寿命的延长，人们体力、精力及青春的保持期也大大延长。

我国人口老龄化问题对策，除通过各种政策及设施保障老年人权益外，还需要在适当时候，提高妇女平均生育率，避免或减轻人口老龄化带来的困难，以调整人口结构，实现长治久安。

三、环境污染

由于人类活动引起环境和它的组成要素如大气、水体、土壤等的变化，并超出了环境的自净能力，使环境质量下降，造成有害于人类或其他生物正常生存和发展的现象，叫做环境污染。

环境污染的类型可有不同的划分法。

按环境要素的不同可分为：大气污染、水污染和土壤污染等；

按污染产生的原因不同可分为：工业污染、农业污染、化学污染和物理污染；

按污染物的形态不同可分成：废气污染、废水污染、固体废物污染、噪声污染和辐射污染；

按污染分布范围又可分为：局部性污染、区域性污染和全球性污染。以下着重介绍六个方面的环境污染其及对策。

(一)全球变暖和温室效应

1. 全球变暖的现象及其原因　全球变暖是指地球表层大气、土壤、水体及植被温度年际间缓慢上升的现象。英国科学家用一种最新的气候模型对 20 世纪全球变暖的研究表明，20 世纪有两个明显的变暖时

期：一个是在1910年到1945年间，另一个则是从1976年至今。与1860年相比，地球表面温度上升了0.6±0.2℃。并研究表明，20世纪第一个变暖的阶段中自然原因如太阳辐射的变更、火山活动等更加重要一些；而人为因素则在当前的变暖阶段处于主导地位。人为因素主要是化石燃料的燃烧、植被破坏和农田扩展使大气中温室气体特别是CO_2的体积分数增加。

2. 温室气体和温室效应　温室气体是指水蒸气和CO_2，以及NO_2、CH_4等至少15种微量气体，这些气体对地球的长波辐射有强烈吸收作用，特别是CO_2起的作用最大，约占总作用的50%以上。由于它们的存在，使全球变暖。这种由于大气层气体引起的全球变暖就定义为温室效应。

3. 温室效应的后果　人们普遍认为，温室效应引起的影响将是深远的，最终导致全球气候的大规模变化。

一方面，全球气温升高可能会导致气候带的北移，使湿润区与干旱区重新配置。如我国亚热带北界可能移到黄河以北，垂直气候带将上升200～400m，结果将使我国东部形成较强的近南北向分布的少雨带，尤其是长江中下游和黄淮海平原，天气变得干热，水源紧缺，农林牧业生产将受到严重影响。

另一方面，气候变暖会导致极地的冰川融化，海洋会因热而膨胀，海平面上升，结果将造成陆地面积缩小，地势较低的沿海城市内迁，同时大部分沿海平原将发生盐碱化或沼泽化，不适于农业生产。

人们近几年关注的厄尔尼诺与拉尼娜现象就是由于海水温度变化导致的气候变化。厄尔尼诺现象是指东太平洋洋面在赤道处的海水偶尔变暖的现象，它与北太平洋和北美洲的天气特点密切相关。当发生的厄尔尼诺现象较强烈时，就会产生很明显的气候变化——风力风向异常，降雨量多于常年，导致台风和洪水灾害。拉尼娜现象就是指东太平洋洋面在赤道附近的海水偶尔变冷的现象。同样，这一现象也会显著影响全球气候。

4. 降低温室效应的措施

(1)减少温室气体的排放　一是改进能源结构，如降低化石燃料的使用，开发非化石燃料(水能、核能、太阳能、风能和地热能等)的使用。二是提高能源效率。

(2)大力提倡植树造林　提高森林覆盖面积，以增加生态系统对CO_2的吸收能力。

(二)臭氧层的变薄和破坏

1. 臭氧的分子结构特点　臭氧(O_3)是含有三个氧原子的分子，这三个原子由于电子吸引结合。这种电价键比氧气中的共价键弱得多，所以臭氧中的一个氧原子很容易和其他相关物质反应，表现出比氧气分子有更大的活性，对生物细胞来说是一种有毒物质。

2. 臭氧层吸收紫外光的原理　如图26-18所示，高空平流层中的氧分子吸收波长为180～240nm的紫外光后解离成氧自由基，再由单个的氧自由基与O_2结合成O_3。臭氧在低空对流层分解，但更多的臭氧在波长为200～320nm的紫外线辐射下进行光化学反应，解离为O_2和O，单个氧原子很容易和O_3反应生成2个O_2。因此，高空平流层中O_2和O_3的相互转化能大量地吸收经过平流层太阳辐射中的紫外光。

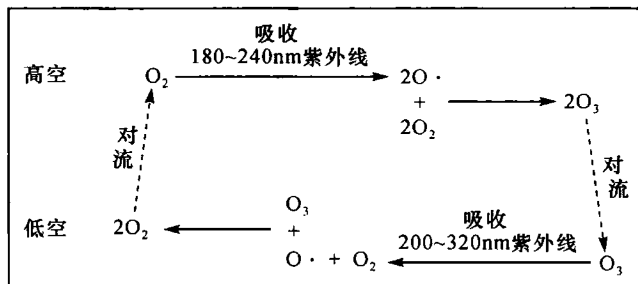


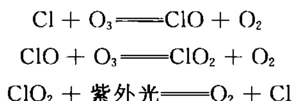
图26-18　臭氧层吸收紫外线的基本原理

3. 臭氧层破坏的危害　高空平流层中臭氧层遭到破坏甚至出现空洞，太阳辐射中的大量紫外光就会到达地面，水生生物因为水能较好地反射紫外光而不受影响，而陆生生物会因为吸收紫外光(主要是280～320nm)，DNA发生突变或不能复制，致使生物不能繁殖甚至死亡。紫外光也会极大地破坏植物的光合作用，从而影响整个生态系统。所以说，臭氧层是陆生生物生存的先决条件。

据现行臭氧层破坏的速度推算，到2075年，臭氧将比1985年减少40%，全球皮肤癌患者将达1.5亿，

农作物产量将减少7.5%,水产品将损失25%,人体免疫功能也将减退。

4. 臭氧层缺损的原因 臭氧层缺损来源于人类活动,目前主要是含氯氟烃作为超制冷剂(即氟利昂)、烟雾剂、杀虫剂的广泛应用。其基本原理是:含氯氟烃在紫外光的照射下,分子内的化学键变弱,使得一个氯原子富有很高的能量,当遇到 O_3 时,这个氯原子能脱离下来,从臭氧分子中夺取一个氧原子,并引起下列一系列循环反应:



$$Cl + O_3 = ClO + O_2$$
$$ClO + O_3 = ClO_2 + O_2$$
$$ClO_2 + \text{紫外光} = O_2 + Cl$$

据统计,按上述方式,一个氯原子能裂解100000个臭氧分子。为保护好臭氧层,必须制止氯氟烃类物质的生产消耗量,研制氯氟烃类物质的替代品。近年来国际上针对臭氧层的破坏问题,开展了一系列保护活动。例如,1977年通过了《保护臭氧层行动世界计划》;1985年通过了《保护臭氧层维也纳公约》;1987年9月,23个国家又协议通过了《关于消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》,并于1996年1月开始得到执行,发达国家停止了氟氯烃类工业化学品的生产,发展中国家要逐步淘汰,10年后停止生产。

(三)酸雨的形成和威胁

酸雨中的酸主要是硫酸和硝酸,酸雨的主要原因是大气 SO_2 的污染,其次是 NO(NO 与 O_2 反应就生成 NO_2)和 NO_2 的污染。大气中的 SO_2 来源于一个多世纪以来人类大量燃烧化石燃料和炼矿。SO_2 本身就是一种有毒物质,同时它很容易与大气中的 O_3、H_2O_2 和水蒸气反应形成硫酸。

酸雨的威胁主要体现在两个方面:一方面是直接的损害作用。对于生物的危害,是因为所有生物都有一个最佳的pH和耐受范围,偏离最佳pH对生物的生长、发育和繁殖都会造成不同程度的影响。据报道,瑞典大约有3000个死湖,这些湖里没有鱼和青蛙,藻类是唯一可见的生命形式。对于非生物来说,酸雨能腐蚀大理石、岩石和金属制品等。另一方面是间接的损害作用。酸雨改变土壤和湖泊的pH,导致有毒金属(如铝和汞)从土壤和沉积物中释放出来,进入生物体内,并通过食物链得到富集,最后还可能进入人体而产生危害。

(四)水污染

水污染可定义为任何妨碍水资源利用的人类行为。所有水体污染物可分为四类:生化试剂、可溶的化学物质、不溶的化学物质和热。

水体的富营养化是由于供藻类生长的无机营养物过剩导致海水发生赤潮,淡水发生水华。导致富营养化的主要营养物是磷酸盐和硝酸盐、铵盐。这些物质可间接地以含磷或含氮有机物的形式进入水生生态系统,或者直接以污染物的形式进入。许多去垢剂含三聚磷酸盐直接进入水体,农田施用的有机肥和含磷化肥、含氮化肥都有一部分进入水体,导致富营养化。氮元素在一般的水体中都不会缺乏,而磷元素则通常成了水生生物群落植物生长的限制性营养物,所以磷酸盐是导致水体富营养化的主要因素。

进入水体的其他有毒物质如砷(来源于杀虫剂)、镉(来源于电镀)、氰化物和汞等,会影响生物体中多种酶的活性,而且通过食物链得到富集,使处于生态系统中最高营养级的生物——人受害更大。

不溶性固体能阻塞水道,使水体变浑浊,降低水的能见度,影响有鳃动物的呼吸等。

工厂大量冷却水(温度很高)的排放,致使水体温度上升,一方面降低溶解氧的含量,另一方面直接影响水生生物的代谢,因而威胁到生物的生存和繁殖。

除上述污染以外,还有垃圾等固体废弃物污染、核污染、噪声污染和电磁波污染等。这些方面都在一定程度上影响了生态系统的稳定性,不利于人类社会和生态环境的可持续发展。

四、人与自然资源

(一)对自然资源的两种不同观点

资源是一定时间、一定条件下能产生经济价值以提高人类当前及将来福利的自然环境的因素和条件。自然界中凡是能提供人类生活和生产需要的任何形式的物质,均可称为自然资源,它是人类生存的基础。

对自然资源的利用,有两种不同的观点:

① 以《增长的限度》一书的作者为代表,他们用计算机模型描绘了资源消耗的各个方面,得出的结论

是:如果人类以目前的增长率继续消耗自然资源的话,那么资源不仅将要被耗尽,而且会在今后30～50年内被突然耗尽,这将导致整个工业技术社会在不远的将来走向崩溃。

② 与上述观点相反,认为《增长的限度》一书的作者未能充分考虑科学技术发展的潜力。他们认为,从某种意义上说,资源对技术的依赖性正如技术对资源的依赖性一样重要,技术的进步一直在帮助人类不断扩大资源的利用范围。例如,有机合成工业的发展,把一度是丰富廉价的石油和天然气资源转化为合成纤维、合成橡胶以及各种塑料制品,从而大大减轻了人类对天然纤维、天然橡胶和其他较昂贵资源的依赖性。因此,现在谈论资源枯竭问题还为时尚早。

目前人类正在耗尽某些自然资源,这一点是毫无疑问的。由于我们居住的地球是一个只具有有限资源的星球,所以人类对自然资源的消耗总会达到一定的限度。

(二)自然资源的特性

1.非枯竭资源　自然资源中供给稳定、数量丰富,几乎不受人类活动影响,更不会因为人类的利用而枯竭的资源为非枯竭资源。这类资源是由于宇宙因素、星球间的作用力在地球的形成和运动过程中产生的,同时又都受到自然更新能力的限制,如太阳能、风能、潮汐能、核能、大气、气候、水力、全球水资源等。但是,其中的一些资源却可因人类不适当的利用而使其质量受损,如大气和水因受污染而质量下降等。而且,如果人们过多地去利用它们,它们会枯竭。如地下水资源本来是可以更新的,但是如果抽取地下水的速率超过了地下水得到补充的速率,地下水就会枯竭。

2.可枯竭资源　自然资源中有些数量有限,受人类活动影响可能会枯竭的资源称为可枯竭资源。其中,有些本来就容易枯竭,如石油、天然气和煤炭等;有些只有在不适当利用时才会枯竭,如果适当利用则可不断更新,如生物资源。这类资源又可根据其是否能够自我更新而区分为两类:

(1)可更新的自然资源　主要包括土地资源、地区性水资源和生物资源等。其特点是可借助于自然循环和生物自身的生长繁殖而不断更新,保持一定的储量。如果对这些资源进行科学管理和合理利用,就能够做到取之不尽、用之不竭。

(2)不可更新的自然资源　主要包括煤、石油、天然气等化石燃料,以及所有金属矿物和除能源矿物以外的多数非金属矿物,如铜矿、铁矿等。这些资源是经历了亿万年的地球生物化学循环过程而慢慢形成的,其更新能力极弱。

化石燃料在燃烧时释放大量的热量,逸散后永远不能回收,只能一次性利用。当前世界上80%以上的电力来自烧煤或烧油的火力发电厂。为挖掘新能源,也避免环境污染,目前,国际上普遍认为,新能源的主要领域为:太阳能、风能、海洋能、生物质能、地热能和氢能。核能也是一种比较清洁和安全的能源。

金属矿物和一些非金属矿物被人类开采使用之后,可以再回收重新利用。

五、人类的努力

(一)自然保护区

"自然保护区"又叫"自然禁伐禁猎区",是国家为了保护自然生态环境、自然资源和生物资源,满足文教、科研以及游览等需要而划定的一定的空间范围,禁止任意采伐植物、捕杀动物和变更地形地貌的特殊保护的自然区域。

自然保护区有多种类型,根据其保护的内容,可分成五大类:第一类是自然生态系统保护区;第二类是特有生态系统保护区;第三类是珍稀或濒危动植物自然保护区;第四类是典型自然景观保护区;第五类是有特殊意义的自然历史遗址自然保护区。

(二)人和生物圈计划

"人和生物圈计划"是一项国际性的、政府间合作研究生态学的综合性计划。它由联合国教科文组织在其他组织配合下,于1970年第16届全体会议上制定,1971年开始实施。我国于1972年加入该计划,并当选为"国际协调理事会"的理事国。1978年成立了中华人民共和国人和生物圈国家委员会,1989年我国鼎湖山等自然保护区加入了国际生物圈自然保护网。

(三)地球日和世界环境日

每年的4月22日是"地球日"。最早的"地球日"是由美国的环保工作者和社会知名人士共同发起的,

把 1970 年 4 月 22 日定为美国的第一个“地球日”，以后联合国国际性环境组织将 1990 年 4 月 22 日定为第一个“国际地球日”。

每年的 6 月 5 日是“世界环境日”。第一个“世界环境日”是 1972 年 6 月 5 日～6 月 16 日联合国在瑞典斯德哥尔摩召开的第一次人类环境会议上提出的。大会宣布了每年 6 月 5 日为“世界环境日”，要求联合国系统和各国政府在这一天开展各种活动，宣传保护和改善生存环境的重要性，这已成为了全人类的共同行动日。

第七篇

生物技术

第二十七章　生物技术的概述

一、"生物技术"的由来与发展

生物技术又称生物工程，这个词最初是由匈牙利工程师 Karl Ereky 于 1917 年提出的，但当时是指用甜菜作为饲料进行大规模养猪，即利用生物将原材料转变为产品。实际上生物技术的发展和应用可以追溯到 1000 多年前的 9 世纪，那时人们就有意识地利用酵母大规模地生产酒精、柠檬酸和蛋白酶等。1928 年 Flemming 爵士发现了青霉素，从此生物技术产品中增加了一大类新的产品，即抗生素。20 世纪 50 和 60 年代，人们分别能够进行氨基酸发酵和酶制剂的生产。鉴于生物技术的迅速发展，1982 年国际合作组织对"生物技术"这个名词进行了重新定义：生物技术是应用自然科学及工程学的原理，依靠微生物、动物、植物体作为反应器对物料进行加工以提供产品来为社会服务的技术。

DNA 重组技术的发展改变了生物技术的性质，当 DNA 重组技术与生物技术相结合后，现代生物技术(也称分子生物技术)便应运而生了。现代生物技术主要指将外源基因转入微生物、动物和植物细胞或个体，用以表达产生蛋白质或出现新的经济性状，生产人类所需要的生物产品。重组 DNA 技术是现代生物技术的核心技术。现代生物技术包括遗传工程、发酵工程(微生物工程)、蛋白质工程、酶工程(生化工程)和生物反应器工程等五大领域。

二、遗传工程

广义的遗传工程就是根据遗传学原理，按照人们预先设计的生物蓝图，对生物的遗传物质进行有计划的操作，定向改造生物的遗传组成，使其获得新的遗传性状，这种工程技术称为遗传工程，包括分子水平的基因工程、亚细胞水平的染色体工程、细胞水平的细胞工程和个体水平的杂交育种。通常所说的遗传工程是指狭义的遗传工程，即基因工程。

染色体工程指在染色体水平上进行的遗传操作，是指按设计有计划地削减、添加和替换同种或异种染色体的方法和技术，包括个别染色体工程和染色体组工程。个别染色体工程主要是消除或者增添细胞核内一条或几个同种或异种染色体，或者用诱变处理使个别染色体发生结构变异。染色体组工程主要是消除或者增添细胞核内同种或异种的一组染色体。第十九章中提到的染色体组倍性变化及育种，就属于染色体工程的范畴。

至于基因工程、细胞工程和杂交育种，在中学现行教材中已经有了较为详细的介绍。

三、微生物发酵工程

微生物发酵工程是指采用现代工程技术手段，利用微生物的某些特定功能，为人类生产有用的产品，或直接把微生物应用于工业生产过程的一种新技术。我国在微生物发酵方面是有雄厚基础的。从古老的酱、醋、酒，到 20 世纪 50 年代初的抗生素，都在世界微生物发酵史上占有重要地位。现在，国外的发酵产品，我国基本都能生产，有些品种在活性和生产工艺方面还处于领先地位。现代发酵工程自抗生素工业的建立而兴起后，氨基酸、柠檬酸、酶制剂、甾体激素、维生素、单细胞蛋白、微生物农药等独立工业体系也相继兴起。

四、蛋白质工程

蛋白质工程就是利用基因工程手段，包括通过基因的定点突变、基因修饰、基因人工合成或基因表达对蛋白质进行改造，以转译成符合人类某种需要的蛋白质的过程。例如，干扰素是动物细胞产生的，具有抗病毒和抗癌的作用，但在体外保存相当困难；如果将其分子上的一个半胱氨酸变成丝氨酸，那么在－70℃的条

件下可以保存半年。这样，人们根据所需要的蛋白质的氨基酸序列，分析和推测干扰素基因的碱基序列，再经过相应的生物技术对干扰素基因进行操作，便能转译出可保存半年的干扰素，最后进行分离、纯化和应用。因此，蛋白质工程的基本流程是：预期的蛋白质功能→设计预期蛋白质的氨基酸序列→推测 mRNA 的碱基序列和基因的碱基序列→人工基因操作或合成基因→培养细胞并转译预期蛋白→提取、分离和纯化预期蛋白→对预期蛋白进行适当的加工并保存。

五、酶工程

酶工程就是将酶或者微生物细胞、动植物细胞及其细胞器等放在一定的生物反应装置中，利用酶所具有的生物催化功能，借助工程手段将相应的原料转化成有用物质并应用于社会生活的一门科学技术。

六、生物反应器工程

什么是生物反应器？小肠就是人体内部消化食物的一个复杂生物反应器。生物工程上的生物反应器是在生物体外模拟生物体的功能，设计出用于生产或检测各种化学品的反应装置；或者说，生物反应器是利用酶或生物体（如微生物）所具有的生物功能，在体外进行生化反应的装置系统，如发酵罐、固定化酶反应器或固定化细胞反应器等。通常用于微生物细胞培养的生物反应器的体积为 10～200m^3，大的还可以达到 1900m^3。生物反应器一般都要杜绝杂菌和噬菌体的污染，在设计上要便于对反应器内部的温度、pH、氧气含量等的检测和调控。

第二十八章　微生物发酵工程简介

1857年，法国微生物学家巴斯德（L. Pastuer，1822－1895）发现了发酵原理，人们才认识到发酵是微生物活动的结果。此后，随着纯种微生物的分离及培养技术的建立，以及密闭式发酵罐的设计成功，人们能够利用某种类型的微生物，在人工控制的环境条件下进行大规模的生产，逐步形成了发酵工程。

一、应用发酵工程的一个生产实例

谷氨酸是鲜味剂味精的主要成分，以前用植物（如大豆）蛋白质水解法生产。1957年，日本率先用微生物发酵法生产成功。常用的谷氨酸产生菌有谷氨酸棒状杆菌、黄色短杆菌等。培养基通常用豆饼（或马铃薯等）的水解液、玉米浆、尿素、磷酸氢二钾、氯化钾、硫酸镁、生物素等配制而成，呈液体状态，因此也称培养液，其中的生物素是生长因子。培养液配制完成以后，投放到发酵罐中，通入98kPa的蒸汽进行灭菌，冷却后，在无菌条件下加入菌种，即为接种。

发酵罐是一种圆柱形的容器，容量从几升到几百万升不等，上面连接有通气、搅拌、接种、加料、冷却、pH检测等装置（图28-1）。

谷氨酸棒状杆菌是好氧菌，因此，发酵过程要不断地通入无菌空气，并通过搅拌，使空气形成细小的气泡，迅速溶解在培养液中（称溶氧）；搅拌还能使菌种与培养液充分接触，提高原料的利用率；此外，还有利于散热。在温度为30～37℃、pH为7～8的条件下，经28～32h，培养液中就会生成大量的谷氨酸。最后，将谷氨酸从培养液中分离提取出来，通常每升培养液中能得到谷氨酸50～100g。提取出来的谷氨酸用适量的Na_2CO_3溶液中和后，再经过过滤、浓缩、离心分离等步骤，便制成了味精。

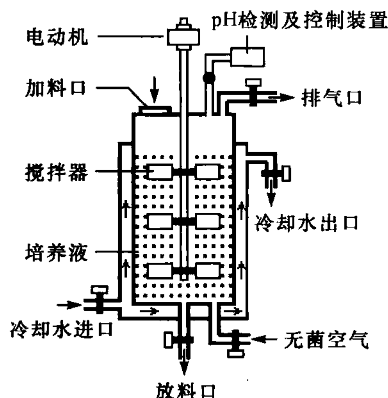


图28-1　发酵罐的结构示意图

二、发酵工程的基本流程

发酵工程的基本流程包括菌种的选育、培养基的配制、灭菌、扩大培养和接种、发酵过程和产品的分离提纯等方面（图28-2）。

（一）菌种的选育

要想通过发酵工程获得在种类、产量和质量等方面符合人们要求的产品，首先要有性状优良的菌种。

原始的菌种是从自然界寻找得到的，但用这种方法得到的菌种，产量一般都比较低，不能满足工业上的需要。20世纪40年代，微生物学家开始用人工诱变的方法育种，如用紫外线、激光、化学诱变剂等处理菌种，使菌种产生突变，再从中筛选出符合要求的优良菌种，如不能合成高丝氨酸脱氢酶的黄色短杆菌就是用这种方法获得的。这种育种方法已在氨基酸、核苷酸、某些抗生素等的发酵生产中获得成功。例如，在1943年刚开始生产青霉素时，青霉素的含量只有20μg/mL左右，经过长期的诱变育种，如今青霉素的含量已达到85000μg/mL以上。

随生物技术的发展，生物学家开始用细胞工程、基因工程等方法，构建工程细胞或工程菌，再用它们进行发酵，生产出一般微生物所不能生产的产品。例如，将大肠杆菌的质粒取出，连接上人生长激素的基因以后，重新置入大肠杆菌细胞内，然后用这种带有人生长激素基因的工程菌进行发酵，就能得到大量的人生长激素。

（二）培养基的配制

在菌种确定之后，就要根据培养基的配制原则，选择原料制备培养基。由于培养基的组成对菌种有多方面的影响，因此，在生产实践中，培养基的配方要经过反复的试验才能确定。在豆酱、醋酱及酱油等酿造

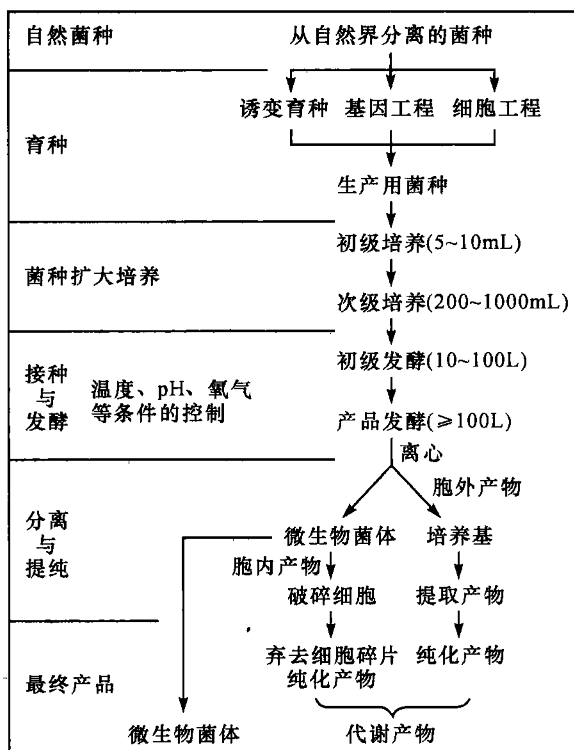


图 28-2　发酵工程生产产品的流程简图

工业中，常用麸皮或米糠等为主要原料加水搅拌成半固体培养基。但更多的发酵培养基是液态的，如上述谷氨酸棒状杆菌的发酵培养基。

（三）灭　菌

发酵工程中所用的菌种大多是单一的纯种，整个发酵过程不能混入其他微生物（称杂菌），一旦污染杂菌将导致产量大大下降，甚至得不到产品。例如，青霉素生产过程中如果污染了杂菌，这些杂菌会分泌青霉素酶，将形成的青霉素分解掉。因此，培养基和发酵设备都必须经过严格的灭菌。

（四）菌种的扩大培养和接种

在大规模的发酵生产中，需要将选育出的优良菌种经过多次扩大培养，让它们达到一定数量以后，再进行接种。

（五）发酵过程

这是发酵的中心阶段。在这个阶段，除了要随时取样检测培养基中的菌数、产物浓度等，以了解发酵进程外，还要及时添加必需的培养基组分，以满足菌种的营养需要。同时，要严格控制温度、pH、溶氧、通气量与转速等发酵条件。这是因为环境条件的变化，不仅会影响菌种的生长繁殖，而且会影响菌种代谢产物的形成。例如，在谷氨酸发酵过程中，当 pH 呈酸性时，谷氨酸棒状杆菌就会生成乙酰谷氨酰胺；当溶氧不足时，生成的代谢产物就会是乳酸或琥珀酸。因此，随时检测影响发酵过程的各种环境条件，并予以控制，才能保持发酵的正常进行。

对发酵条件的控制可以通过发酵罐上的各种装置进行。例如，温度控制可以通过发酵罐上的温度自动测试、控制装置进行检测和调整；对溶氧的控制，可以通过通气量和搅拌速度加以调节；对 pH 的控制，可以通过加料装置，添加酸或碱进行调节，也可以在培养基中添加 pH 缓冲液等。20 世纪 60 年代，生物学家将计算机应用到发酵工程中，实现了对温度、pH、通气量、转速等的自动记录和自动控制。

（六）分离提纯

这是制取发酵产品不可缺少的阶段。应用发酵工程生产的产品有两类：一类是代谢产物，如酒精、醋

酸、青霉素等；另一类是菌体本身，如酵母菌和细菌等。产品不同，分离提纯的方法可能也不同。如果产品是菌体，可采用过滤、沉淀、离心等方法将菌体从培养液中分离出来；如果产品是代谢产物并且是分泌到细胞外的，可采用蒸馏、萃取、离子交换等方法进行提取；如果产品是存积在细胞内的，那还要先破碎细胞和弃去细胞碎片，再采用蒸馏、沉淀和离心等方法进行提取。分离提纯后的产品，还要经过质量检查合格后才能成为正式产品。

第二十九章 酶工程简介

酶工程包括酶制剂的生产和应用两方面，前者又包括酶的生产、酶制剂的制备、酶的修饰与改造及酶反应器等方面，后者主要指用于治疗疾病、加工和生产人们所需要的产品、化验诊断和水质监测等。酶工程的应用主要集中于食品工业、轻工业以及医药工业中。

一、酶工程的发展

起初，人们直接从动植物或微生物体内提取酶做成酶制剂用于生产，这种方法直到现在仍在使用。比如说，现在我们使用的洗涤剂，大部分是加酶的。由于从动植物细胞中获取酶比较麻烦，数量也有限，因此人们普遍看好通过微生物大规模发酵，然后从中提取酶，以制得大量的酶制剂。目前，很多的商品酶，如淀粉酶、糖化酶、蛋白酶等等，主要来自于微生物发酵。20 世纪 70 年代以后，伴随着第二代酶——固定化酶及其相关技术的产生，酶工程才算真正登上了历史舞台。后来还产生了威力更大的第三代酶，它是包括辅助因子再生系统在内的固定化多酶系统，它正在成为酶工程应用的主角。

二、酶的生产

天然酶虽然可以从自然生物的细胞内提取获得，但含量是极其有限的，因此，人们可以应用基因重组等技术，通过基因扩增与增强表达，建立高效表达特定酶制剂的基因工程菌或基因工程细胞。把基因工程菌或基因工程细胞固定起来，就可构建成新一代的生物催化剂——固定化工程菌或固定化工程细胞了。人们也把这种新型的生物催化剂称为基因工程酶制剂。固定化基因工程菌和基因工程细胞技术将使酶工程的威力发挥得更出色。科学家们预言，如果把相关的技术与连续生物反应器巧妙结合起来，将导致整个发酵工业和化学合成工业的根本性变革。现在，酶工程正在与基因工程、细胞工程和微生物工程融为一体，形成一个具有很大经济效益与社会效益的新型工业门类。

三、酶制剂

从生物细胞中提取的酶，辅以其他成分(如稳定剂和填充剂等)以加工成不同纯度和剂型的生物制剂，称为酶制剂。酶制剂的剂型包括固定化酶和固定化细胞。酶制剂虽来源于生物，但通常使用的不是酶的纯品，制品中的有关组分(包括产酶生物的某些代谢产物，甚至是有害物质)有可能在使用时随着食品而被人体摄入，从而影响人体健康，因此必须对酶制剂包括生产酶制剂的菌种进行安全评价。我国已工业化生产的用于食品工业的酶制剂有 α-淀粉酶、高温 α-淀粉酶等十多种。

固定化酶是用物理的或化学的方法使酶与水不溶性大分子载体结合，或把酶包埋在水不溶性凝胶或半透膜的微囊体中制成的。酶固定化后一般稳定性增加，易从反应系统中分离和回收，能反复多次使用，且易于控制。固定化细胞是在固定化酶的基础上发展起来的，就是将具有一定生理功能的生物细胞，用一定的物理或化学的方法将其固定在一定的空间，作为固体生物催化剂而加以利用。细胞的固定化省去了酶的分离手续，为多酶系统；细胞生长快而多；可以连续发酵，节约了成本；并且保持酶在细胞内的原始状况，增加了酶的稳定，特别是对污染因子的抵抗力增加。

固定化酶和固定化细胞的制备方法有物理法和化学法两大类。物理方法包括物理吸附法、包埋法等；化学法是将酶通过化学键连接到天然的或合成的高分子载体上，使用耦联剂通过酶表面的基团将酶交联起来，而形成相对分子质量更大、不溶性的固定化酶的方法。一般来说，酶更适合采用化学结合和物理的吸附法固定化，而细胞多采用包埋法固定化。常用的包埋材料有明胶、琼脂糖、海藻酸钠、醋酸纤维素和聚丙烯酰胺等。固定化细胞与固定化酶技术一起组成了现代的固定化生物催化剂技术。

四、酶的修饰与改造

对酶进行改造和修饰也是酶工程的一项重要内容。酶的作用力虽然很强，尤其是被固定起来之后，力量就更大了，但并不是所有的酶制剂都是适合固定的，即使是适于固定的天然酶，其活性也往往不能满足人们的要求，需要改变其某些性质、提高其活性，以便更好地发挥其催化功能。于是，酶分子修饰和改造的任务就被提出来了。一般来说，科学家们是通过对酶蛋白分子的主链进行"切割"、"剪切"以及在侧链上进行化学修饰来达到改造酶分子的目的的。被修饰、改造的酶分子，无论是理化性质，还是生物活性都得到了改善，甚至被赋予了新的功能。

五、酶反应器

酶反应器属于生物反应器的一种类型，是根据酶的催化特性而设计的反应设备。例如，将葡萄糖异构酶固定在一种颗粒状的载体上，再将这些酶颗粒装在一个反应柱内，如图 29-1 所示，这样便能有效而又迅速地将葡萄糖转化为果糖。

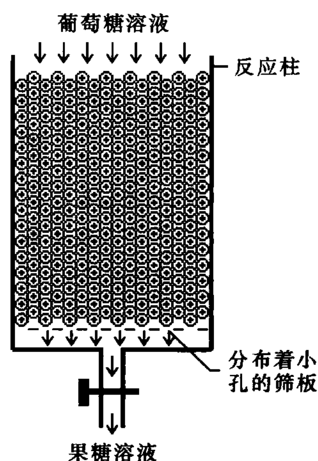


图 29-1　固定化酶反应器示意图
（⊕：固定化酶）

主要参考资料

一、生物化学

罗纪盛等主编.生物化学简明教程.北京:高等教育出版社,1999

[澳]P.W.库彻,G.B.罗尔斯顿等著.姜招峰等译.生物化学(第二版).北京:科学出版社,2002

王镜岩,朱圣庚等主编.生物化学(第三版上册).北京:高等教育出版社,2002

王镜岩,朱圣庚等主编.生物化学(第三版下册).北京:高等教育出版社,2002

阎隆飞,张玉麟主编.分子生物学(第二版).北京:中国农业大学出版社,1997

[英]J.费希尔,J.R.P.阿诺德著.李艳梅译.生物学中的化学.北京:科学出版社,2000

二、细胞学

刘凌云,薛绍白等主编.细胞生物学.北京:高等教育出版社,2002

韩贻仁主编.分子细胞生物学(第二版).北京:科学出版社,2001

王金发编著.细胞生物学.北京:科学出版社,2003

翟中和,王喜忠,丁明孝主编.细胞生物学.北京:高等教育出版社,2000

汪堃仁,薛绍白,柳惠图主编.细胞生物学(第二版).北京:北京师范大学出版社,2002

三、植物学

周云龙主编.植物生物学.北京:高等教育出版社,1999

周云龙主编.植物生物学(第2版).北京:高等教育出版社,2004

吴国芳等编著.植物学(第二版下册).北京:高等教育出版社,1992

朱念德编著.植物学(形态解剖部分).北京:高等教育出版社,2000

叶创兴,戴水连等编著.植物学(系统分类部分).北京:高等教育出版社;广州:中山大学出版社,2000

武维华主编.植物生理学.北京:科学出版社,2003

娄成后(北京农业大学主编).植物生理学.北京:农业出版社,1980

余叔文,汤章城主编.植物生理与分子生物学(第二版).北京:科学出版社,1998

潘瑞炽主编.植物生理学(第四版).北京:高等教育出版社,2001

周仪.植物形态解剖实验(修订版).北京:北京师范大学出版社,2000

四、动物学

刘凌云,郑光美主编.普通动物学(第三版).北京:高等教育出版社,1997

杨安峰,程红编著.脊椎动物比较解剖学.北京:北京大学出版社,1999

[美]K.M.范德赫拉夫,R.沃德里斯著.高秀来等译.人体解剖与生理学(第二版).北京:科学出版社,2002

周美娟,段相林主编.人体组织学与解剖学(第三版).北京:高等教育出版社,1999

王玢主编.人体及动物生理学.北京:高等教育出版社,1986

王纷,左明雪主编.人体及动物生理学(第二版).北京:高等教育出版社,2001

左明雪主编.人体解剖生理学.北京:高等教育出版社,2003

朱妙章主编.大学生理学(第二版).北京:高等教育出版社,2005

许崇任,程红主编.动物生物学.北京:高等教育出版社,2000

陈品健主编.动物生物学.北京:科学出版社,2001

左仰贤主编.动物生物学教程.北京:高等教育出版社,2001

曲漱惠,李嘉泳等主编.动物胚胎学.北京:高等教育出版社,1980

张红卫.发育生物学.北京:高等教育出版社,2001
姜乃澄,卢建平.动物学实验指导.杭州:浙江大学出版社,2001
刘凌云,郑光美.普通动物学实验指导(第二版).北京:高等教育出版社,1998

五、微生物学

[美]I.E.阿喀莫著.林稚兰,宋怡玲等译.全美经典学习指导系列·微生物学.北京:科学出版社,2002
刘志恒主编.现代微生物学.北京:科学出版社,2002
蔡信之,黄君红主编.微生物学(第二版).北京:高等教育出版社,2002
周德庆主编.微生物学教程(第二版).北京:高等教育出版社,2002
沈萍主编.微生物学.北京:高等教育出版社,2000

六、遗传与进化

季道藩主编.遗传学.北京:农业出版社,1979
杨业华主编.普通遗传学(第二版).北京:高等教育出版社,2006
[英]P.C.温特,G.I.希基,H.L.弗莱彻著.谢雍主译.遗传学(现代生物学精要速览中文版).北京:科学出版社;2001
赵寿元;乔守怡主编.现代遗传学.北京:高等教育出版社,2001
李难主编.进化生物学基础.北京:高等教育出版社,2005
张昀.生物进化.北京:北京大学出版社,2005
赵玉芬,赵国辉主编.生命的起源与进化.北京:科学技术文献出版社,1999

七、生态学

孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,娄安如.基础生态学.北京:高等教育出版社,2002
孙儒泳,李博,诸葛阳,尚玉昌.普通生态学.北京:高等教育出版社,1996
孙儒泳.动物生态学(第三版).北京:北京师范大学出版社;2001
尚玉昌编著.普通生态学(第二版).北京:北京大学出版社,2002
戈峰主编.现代生态学.北京:科学出版社,2002
赵志模,周新远编著.生态学引论.北京:科学技术文献出版社,1984

八、动物行为学

尚玉昌编著.动物行为学.北京:北京大学出版社,2005
尚玉昌编著.行为生态学.北京:北京大学出版社,1998

九、其他

瞿礼嘉,顾红雅,胡苹等主编.现代生物技术.北京:高等教育出版社,2004
尹长民主编.奥赛经典·生物奥林匹克教程.长沙:湖南师范大学出版社,1999
匡治成,宋建陵主编.高中生物竞赛培训教材.杭州:浙江大学出版社,2005
施忆主编.高中生物竞赛培优教程.杭州:浙江大学出版社,2003
吴光耀主编.精英教案·基础生物教程(上、下册).北京:军事谊文出版社,2005
陈阅增主编.普通生物学.北京:高等教育出版社,1997
陈放,张洪渊,林宏辉主编.生物奥林匹克竞赛教程.成都:四川大学出版社,2004
吴相钰主编.陈阅增普通生物学(第2版).北京:高等教育出版社,2005
高信曾.中学生奥林匹克竞赛——生物学.北京:中央民族大学出版社,1994
南开大学,武汉大学,复旦大学,四川大学.普通生物学.北京:高等教育出版社,1983
王鸿杰,张志文.细胞膜离子和水通道.生物学通报,2003